1943

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 4

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1943

Printed in Soviet Union

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 4, 1943 Classe des sciences biologiques

В. С. КИРПИЧНИКОВ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ СИСТЕМАТИКА САЗАНА
(Cyprinus carpio L.)

1. РОСТ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТАПАРАВАНСКОГО, ВОЛГО-КАСПИЙСКОГО И АМУРСКОГО САЗАНОВ В УСЛОВИЯХ ПРУДОВОГО ВЫРАЩИВАНИЯ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Проблема разведения карпов на Севере СССР может быть разрешена в случае успешного преодоления ряда трудностей, из которых важнейшими являются:

а) недостаточное знание условий, наиболее благоприятных для разведения карпа в пределах северной полосы СССР (в особенности условий зимовки);

б) теплолюбивость карпа, обусловливающая высокую смертность в зимний период, а также поздний, недружный нерест и плохой рост летом.

Отыскание или выведение новых пород карпа, приспособленных к жизни в северных водоемах, т. е. более зимостойких и холодостойких, является задачей большой важности. Карп может быть заменен сазаном, населяющим самые разнообразные, в том числе и очень суровые по климату водоемы. Задачу отыскания холодостойких форм сазана, обладающих высокой скоростью роста и хорошими мясными качествами, можно разрешить лишь путем сравнения различных географических рас сазана при их выращивании в прудовых хозяйствах Севера. Настоящее сообщение посвящено изучению трех различных рас сазана — тапараванского, волжского и амурского, перевезенных с целью акклиматизации в Никольский рыбосовхоз Ленинградской области и некоторые другие рыбные хозяйства Европейской части СССР. Само собой разумеется, что подбор диких форм, дающих наилучшие показатели при их акклиматизации в северных водоемах, ни в какой мере не уменьшает значения селекционной работы с карпом. Выведение новых „северных" пород культурного карпа остается попрежнему важнейшей задачей северного карповодства.

Настоящая работа содержит также материалы по экспериментальной систематике сазана.

Систематика рыб до последнего времени имела сугубо описательный характер. Одной из немногих работ, использовавших экспериментальный метод (широко применяющийся сейчас в систематике многих растительных и животных групп), является работа Schmidt по живородящему угрю Zoarces viviparus L. Schmidt при помощи ряда замечательных опытов установил наследственный характер отличий по некоторым признакам (в основном — по числу позвонков) между многочисленными географическими расами Zoarces. Этот вид оказался раздробленным на большое количество локальных форм, вследствие ограниченности миграций, почти не перемешивающихся

друг с другом. Schmidt (a—e) удалось также обнаружить и влияние окружающих условий на отдельные, считавшиеся „стойкими" систематические признаки Zoarces и некоторых других рыб. Кроме работ Schmidt, по существу только в исследованиях Hubbs (e, f), Hubbs C. and Hubbs L. и отчасти Gordon, мы находим также экспериментальные данные по систематике некоторых групп рыб (Centrarchidae и Cyprinodontidae). При помощи многочисленных опытов по гибридизации рас, подвидов, видов и родов рыб, особенно широко осуществленных в пределах рода Mollienisia Hubbs отчетливо установил наследственность отличий между близкими систематическими группами рыб, а также обнаружил их обусловленность большим количеством наследственных „полимерных" факторов. Работы Hubbs интересны также тем, что он убедительно показал тесную связь между морфологическими отличиями систематического порядка и определенными условиями существования.

Мы попытались в настоящей работе применить методы экспериментальной систематики к виду Cyprinus carpio L. Важнейшими задачами исследования, таким образом, являются следующие.

1) Установление морфологических различий между географически отдаленными расами сазана при одинаковых условиях обитания. Эти различия наследственны, тогда как обычные методы описательной систематики не позволяют установить степень наследственности морфологических особенностей рас.

2) Сравнение скорости роста изучаемых сазанов в условиях прудового хозяйства со скоростью роста этих же сазанов в местах их основного обитания.

3) Установление величины и направления изменений морфологических признаков, происходящих под непосредственным влиянием измененных условий существования.

Все эти задачи имеют и прямое хозяйственное значение, так как их разрешение поможет оценить исследуемые расы сазана с точки зрения их пригодности для акклиматизационных работ на Севере СССР.

Приношу свою глубокую благодарность всем лицам, помогавшим мне при проведении работы. Я должен особо отметить большую помощь моих постоянных сотрудников Е. А. Хохлиной и А. В. Розовой. Я искренне признателен также проф. И. Н. Арнольду, оказавшему мне огромное содействие при организации опытов в Никольском рыбосовхозе и перевозке подопытных рыб.

Материал и метод исследования

Материалом для работы послужили сеголетки и двухлетки тапараванского, астраханского и амурского сазанов, полученные и выращенные в Никольском и некоторых других рыбных хозяйствах Европейской части СССР. С целью их получения производители сазанов высаживались на нерест в небольшие пруды, мальки из нерестовых прудов выращивались затем в выростных прудах. Контролем во всех случаях служил галицийский зеркальный карп разбросанного типа [Кирпичников (*c*, *f*), Головинская], мальки которого подсаживались в выростные пруды к малькам сазана.

Так как при совместном выращивании карпов и сазанов в одном и том же пруду на скорости роста сильно отражаются посадочный вес, во всех опытах учитывался средний вес мальков при посадке, а также вычислялись константы роста по формуле $K = \frac{\log G_2 - \log G_1}{\log t_2 - \log t_1}$ [Шмальгаузен (a)].

При морфологическом изучении, помимо веса (g) и длины тела (l), использовался ряд индексов, характеризующих экстерьер, а именно:

отношение длины тела к наибольшей высоте тела (l/H) (основной показатель экстерьера); отношение веса к кубу длины тела ($p = \frac{100g}{l^3}$ — коэффициент упитанности Фультона; во всех случаях использовалась длина тела до конца чешуйчатого покрова, а не общая длина);

наибольшая толщина, длина головы, антедорзальное и постдорзальное расстояния ($A - D$ и $p - D$), длина спинного плавника, длина хвостового стебля и наибольший обхват тела, выраженные в процентах к длине тела, а также ширина лба, взятая в процентах к длине головы;

отношение длины пищеварительного тракта к длине тела.

Кроме того, изучался ряд счетных (меристических) признаков:

число мягких лучей в спинном и анальном плавниках, а также общее число лучей в брюшном плавнике;

число чешуй по боковой линии (*l. l.*) (учитывались все чешуи, независимо от того, являются ли они прободенными или нет, если им соответствовал определенный вертикальный ряд);

число жаберных тычинок по наружному и внутреннему краю 1 жаберной дуги (всегда просчитывались тычинки на левой дужке);

формула и суммарное число глоточных зубов.

Опыты по выращиванию сазанов проводились по единообразной методике: испытываемый сазан высаживался в пруд вместе с контролем в виде разбросанных карпов того же возраста. Поэтому сравнение сазанов друг с другом проводилось почти во всех случаях путем их сравнения с разбросанными карпами. При обработке данных по морфометрии мы использовали в основном два метода вычислений.

(1) Метод „средних из средних арифметических" (M_M). На каждой пробе сазана одной какой-либо группы (например, амурского) вычислялось по данному признаку среднее арифметическое (M), затем из этих средних (для всех проб) вычислялось общее среднее арифметическое (M_M). Такие „средние из средних" сравнивались по разным сазанам друг с другом, а также с M_M для контрольного карпа. Метод „взвешивания" при этом не использовался — при вычислении M_M не принималось во внимание количество измеренных в каждой пробе экземпляров.

(2) Метод „средних различий" (M_q). Этот метод был использован для возможного учета влияния различий в условиях выращивания на результаты морфологического сравнения сазанов. По каждой пробе вычислялась по данному признаку разность (q) между средними величинами (M) для испытуемого сазана и контрольного разбросанного карпа. Из этих разностей (q) или „различий" вычислялось „среднее различие" (M_q) и его средняя ошибка (m_q). Сравнивая средние различия для разных групп сазана (в каждом случае между сазаном и контролем), мы получаем возможность более объективно судить об отличиях между сазанами, так как условия обитания во всех случаях сказываются и на сазане и на карпе; разность меньше зависит от внешних условий.

При использовании этого метода можно было, естественно, обработать только пробы, взятые в прудах, содержавших одновременно и сазанов и карпов. Наоборот, для вычисления „средних из средних" использовались все пробы по данной группе сазана, а также по карпу. Отсюда ясно, что эти два метода должны были дать различные результаты; то, что они были почти всегда очень сходными, увеличивает достоверность наших вычислений.

В таблицы, имеющиеся в тексте, включены, ради экономии места, только окончательные итоги вычислений по тому или другому методу. При этом число экземпляров в пробе обозначалось всегда буквой n, а число использованных проб буквой N.

Основным материалом для измерений и просчетов служили сеголетки, выловленные при осенних ловах и фиксированные в 4% растворе формалина. Помимо данных по сазану, нами были просмотрены также пробы гибридов между двумя расами сазана (волжским и тапараванским), полученных впервые в 1938 г. Кроме того, использован ряд литературных данных.

Скорость роста сазана в условиях прудового выращивания

Тапараванский сазан

По восьми опытным прудам, заселенным мальками тапараванского сазана, получены значительно колеблющиеся цифры (табл. 1), но, если учесть соотношения посадочных весов, отражающихся на скорости роста сазана и карпа (Черфас и Будников), результаты выращивания оказываются в общем сходными. Особенно ясным это становится при вычислении процентных соотношений посадочных и осенних весов, а также констант роста. Только по двум прудам сазан перегнал карпа и именно по этим прудам посадочный вес мальков сазана был особенно велик по сравнению с весом мальков карпа. Во всех остальных случаях, даже если при посадке сазан был крупнее карпа на 30—40%, к осени он сильно отстает от карпа. Это отставание колеблется в пределах от 15 до 48%, составляя в среднем около 30%.

Рост сеголеток тапара

(Никольский

№ пруда, год	1-й выростной 1939			1-й мальковый 1939			3-й выростной 1938			3-й мальковый 1938	
Площ. пруда (га)	0,14			0,01			0,41			0,01	
Колич. выловл. рыб на 1 га	7 200			15 200			2 630			14 000	
	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан
Средний вес при посадке (г)	4.VII	0,177	0,027	24.VI	0,027	0,016	15.VI	0,024	0,017	9.VI	0,0050
Средний вес при контр. и осенних ловах (г)	16.X	40,5± ±0,30	24,9± ±0,76	29.VII 9.IX	8,5 29,3± ±0,70	8,1 28,0± ±1,62	10.VIII 21.X	30,0 60,2± ±1,29	35,8 95,2± ±0,87	10.VIII 19.X	13,8 25,5± ±0,72
n (для осенней пробы)		765	241		81	71		63	1017		58
Продуктивность на га (кг)	264			436			248			393	
Отношение посадочн. веса сазана к весу карпа (%) . .	656			169			141			143	
Отношение осен. веса сазана к весу карпа (%) . .	163			105			63			74	
Константа роста		2,768	3,478		2,812	3,005		3,085	3,402		2,578

Различия по средним весам осенью между сазаном и карпом во всех случаях статистически достоверны, за исключением одного пруда (1-й мальковый за 1939 г.).

Тщательный просмотр данных позволяет предположить, что при совместном выращивании относительный рост сазана и карпа зависит в некоторой степени от плотности посадки. Так, при благоприятном для сазана соотношении посадочных весов наблюдается сильное отставание его по скорости роста в прудах с малой плотностью посадки (3-й выростной и 3-й малый опытный за 1939 г.). Это отставание значительно меньше в 3-м мальковом пруду (1938) и полностью исчезает в 1-м мальковом (1939) — оба пруда характеризуются большой плотностью посадки.

По нашим данным (Кирпичников, при участии Зубаревой) икра тапараванского сазана несколько крупнее икры карпа, мальки непо-

Таблица 1

ванского сазана

рыбосовхоз)

	3-й малый опытный 1939			3-й новый опытный (холодный) 1939			1-й мальковый 1938			5-й мальковый 1938		
	0,05			0,05			0,01			0,01		
	5 000			5 440			11 400			13 200		
Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп
0,0035	29.VI	0,050	10,037	9.VII	0,40	0,34	16.VI	0,027	0,029	6.VI	0,0013	1,0015
17,5	19.VII	1,17	2,48	37.VII	5,32	10,00	10.VIII	13,4	26,9	9.VIII	11,7	18,7
34,6±	1.VIII	4,7	14,9	8.IX	15,4	16,7	20.X	29,3±	50±	18.X	22,3±	39,5±
±1,43	14.X	17,0	32,8	18.X	12,8	15,0		±0,53	±2,08		±0,67	±2,31
					±0.17	±0,80						
61		88	162		256	16		58	40		69	42
	136			240			406			352		
	135			118			93			87		
	52			85			58			56		
2,778		2,540	2,958		2,013	2,200		2,861	3,055		2,310	2,412

средственно после вылупления также имеют большие размеры и вес. Так, при совершенно идентичных условиях инкубации, средний вес, длина и высота только что появившихся мальков составили:

	Вес (мг)	Длина (мм)	Высота (мм)
Тапаравanские сазаны ($n = 50$)	1,304	7,74	1,24
Разбросанные карпы ($n = 50$)	1,136	7,59	1,18

По данным контрольных ловов, уже через месяц-полтора после посадки в выростные пруды мальки тапаравanского сазана начинают отставать от мальков разбросанного карпа (в условиях совместного выращивания). К осени это отставание увеличивается, составляя в среднем около 30%, но доходя в отдельных случаях до 50%.

В условиях Никольского рыбосовхоза в конце 4-го лета (возраст 3+) разбросанные карпы имели средний вес 3105 г, а тапараванские сазаны — 1590 г (51,2%); к концу 6-го лета (возраст 5+) средний вес составил соответственно 3423 г и 1810 г (52,6%). Таким образом, на 4—6-м году жизни вес тапараванских сазанов при прудовом выращивании составляет немногим более 50% от веса разбросанных карпов.

Учитывая эти цифры, можно считать, что на 2-м и 3-м годах жизни отставание сазана от карпа составляет величину порядка 30—40%.

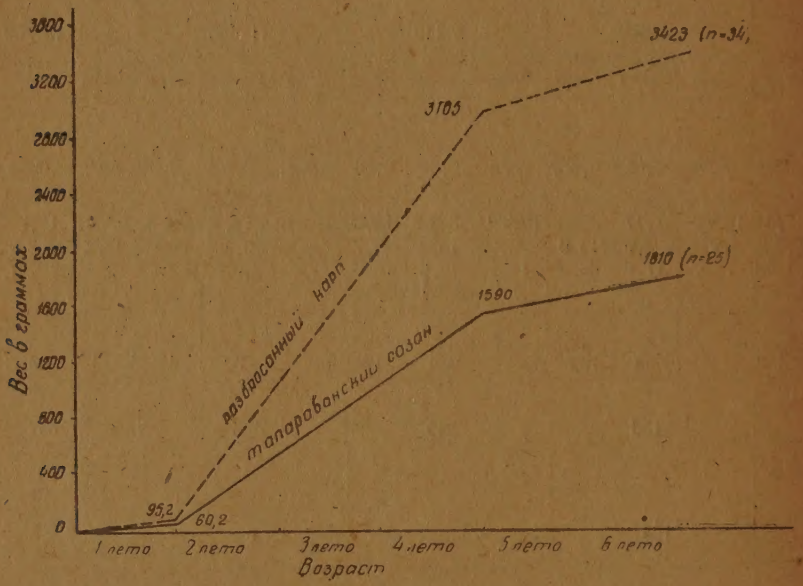

Рис. 1.

На рис. 1 даны примерные кривые роста карпа и тапараванского сазана в прудах; для первого года использованы наиболее характерные цифры, полученные по 3-му выростному пруду (1939).

Таблица 2

Линейный рост сеголеток тапараванского сазана и разбросанного карпа

№ пруда, год	1-й выростной 1939	1-й мальковый 1939	3-й мальковый 1938	3-й выростной опытный 1938	3-й новый опытный 1939	1-й мальковый 1939	5-й мальковый 1938
Длина тела при осенних ловах (см)							
сазан . . .	10,85	10,05	9,94	13,25	7,73	10,32	9,67
карп . . .	8,76	10,22	10,15	14,67	7,90	11,64	10,93
Отношение осен. длины тела сазана к длине тела карпа (%) .	124	98	98	90	98	89	88

В отношении линейного роста в общем наблюдаются те же закономерности, как и в отношении веса, но различия слабее выражены, так как сазан очень сильно вытянут в длину по сравнению с карпом. В наиболее типичном случае (3-й выростной пруд) сазан достиг к осени первого года средней длины 13,25 см, а карп — 14,67 см (табл. 2)— отставание сазана от карпа составило около 10%. В конце 4-го и 6-го лета линейные размеры сазана и карпа были:

сазан тапараванский — $l_4 = 41{,}0$ см ($n = 33$); $l_6 = 46{,}0$ см ($n = 25$), разбросанный карп — $l_4 = 44{,}3$ см ($n = 21$); $l_6 =$ ок. 50 см ($n = 34$).

Таким образом, в дальнейшем сохраняется отставание немногим меньше 10%.

Таблица 3

Рост сеголеток волго-каспийского и волжского сазана в прудах

№ пруда	2-й малый опытный			1-й опытный			6-й опытный [1]			18-й опытный		
Рыбосовхоз, год	Никольский, 1938			Загорский опытный, 1936			Загорский опытный, 1938			Опытное хозяйство Мосрыбвтуза, 1934		
Площадь пруда (га)	0,05			0,08			0,10			0,15		
	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп
Средний вес при контрольных и осенних ловах (г)	20.VI 10.VIII 24.X	0,010 35,0 100,0 (1 экз.)	0,012 45,0 180,3	25.VI 17.VII 18.VIII 20.X	1,65 12,9 21,0 29,6	1,75 15,7 35,6 44,0	28.VII 29.VIII 28.IX	4,0 7,1 7,2	3,6 8,8 9,5	10.VI 10.X	0,3 (?) 32,7	0,3 (?) 36,3
Колич. выловленных рыб на 1 га площади	620			4550			—			8990		
Продуктивность на 1 га (кг)	110			164			—			296		
Отношение осеннего веса сазана к весу карпа (%)	55,5% (77,8)			67,3			75,8			90,1		
Длина тела осенью (см) сазан карп	15,8 18,1			9,7 10,9			6,4 6,7			11,3 10,7		
Отношение осенней длины тела сазана к длине тела карпов (%)	87,3			89,0			95,5			105,6		
Константа роста	4,218	4,404		1,327	1,482		0,607	1,002		1,875	1,917	
Откуда взят сазан	Астрахань			Астрахань			Астрахань			Саратов		

[1] Подсадка к двухлеткам, поэтому расчеты продуктивности не приведены.

Волжский и волго-каспийский сазан

Результаты изучения весового и линейного роста волжского и волго-каспийского сазанов в 1-й год жизни сведены вместе в табл. 3. Сазан отстает по скорости роста от карпа, причем наименьшее отставание наблюдается у волжского сазана из района Саратова [Кирпичников и Балкашина (*b*)]. Это, повидимому, не случайное явление: Черфас приходит также к выводу, что „мальки волжского сазана в условиях прудового хозяйства Московской области обладают весьма хорошим темпом роста и не уступают малькам зеркального карпа".

Если отбросить, повидимому, случайную цифру для осени в опыте, поставленном в Никольском рыбосовхозе (1938), и взять данные по тому же пруду от 10/VIII 1938 г., то мы получаем по астраханскому сазану отставание от карпа на 22,2; 24,2 и 32,7%, по волжскому сазану — на 9,9%. Константы роста для сазана во всех случаях меньше, чем для карпа. В общем, волжский и волго-каспийский сазаны отстают по весу в первое лето от разбросанного карпа при выращивании в прудах в среднем на 10 (Саратов) — 25 (Астрахань) процентов, т. е. значительно меньше, чем тапараванский сазан. Проверка этого вывода путем совместного выращивания обеих групп сазана, к сожалению, не могла быть проведена по техническим причинам.

Таблица 4

Изменение веса двух- и трехлеток волжского сазана и разбросанного карпа

Пруд	Двухлетки			Трехлетки
	Загорск, 1935 № 9	Загорск, 1935 № 15	Обираловка, 1937 ряд прудов	Загорск, 1936 № 16
Посадочный вес (г)				
Сазан	46,0	Ок. 80	44,8	—
Карп	24,0	50,0	35,0	—
Осенний вес				
Сазан	251,3	327,5	239,5	359,2
Карп	255,5	331,8	374,5	480,3
Отношение осен. веса сазана к весу карпа (%)	98,3	98,7	64,0	74,8
Сазан	3,895	3,205	3,808	—
Константа роста				
Карп	5,379	4,304	5,391	—
Откуда взят сазан	Саратов	Саратов	Астрахань	Саратов

Двухлетки сазана из района Саратова (табл. 4), как и сеголетки, отстают от разбросанного карпа меньше, чем двухлетки астраханского сазана. Следует отметить лишь, что это различие, вероятно, несколько преувеличено, так как в двух опытах с саратовским сазаном последний имел бо́льший посадочный вес, чем карп. Судя по константам роста, на втором году жизни карп растет значительно быстрее волго-каспийского сазана.

Так, например, Черфас, анализируя свои данные, приходит к следующему выводу (по саратовскому сазану): „Двухлетки сазана, обладая в общем неплохим темпом роста, все же отстают по темпу роста от двухлеток зеркального карпа. В смысле использования кормовых ресурсов опытных прудов двухлетки сазана не уступают карпу".

По длине тела волго-каспийский (астраханский) сазан (табл. 3) мало отличается в 1-й год жизни от тапараванского сазана, волжский (саратовский) имеет бо́льшие размеры и даже немного перегоняет разбросанного карпа. Старшие возрасты не исследовались.

Амурский сазан

Сеголетки амурского сазана перегоняют по скорости изменений веса карпов в первый год жизни (табл. 5). Только в одном из четырех опытных прудов сазан отстал от карпа: этот пруд был заселен наименее плотно, но, к сожалению, точных данных о времени зарыбления, посадочных весах, отходе и так далее у нас нет.

Таблица 5

Рост сеголеток амурского сазана

Рыбосовхоз	Никольский			Спартак[1]			Спартак[1]			Спартак[1]		
№ пруда, год	1-й новый опытный, 1939			№ 28, 1938			№ 28, 1939			№ 29, 1939		
Площадь пруда (га)	0,01			0,5			0,5			0,25		
Колич. выловленных рыб на 1 га площади	19 000			—			10 000			17 000		
	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп
Средний вес при посадке, контрольных и осенних ловах (г)	28.VII	4,6	5,1	12.VI	0,2(?)	0,2(?)	14.VI	0,2	0,3	14.VI	0,2	0,3
	20.IX	22,6	20,3	20.X	73,3	87,7	25.X	47,8	33,4	25.X	39,4	25,5
	17.X	23,8	19,9									
Отношение веса сазана к весу карпа (%)	119,6			83,6			143,1			154,5		
Продуктивность на 1 га (кг)	353			—			410			575		
Константа роста		1,772	1,467	—	1,985	2,045		1,985	1,708		1,915	1,610

[1] Данные по рыбосовхозу „Спартак" публикуются с разрешения Ф. Н. Михайлова, проводившего там опыты.

Для северных районов с известной осторожностью можно принять превышение в среднем весе сазана над карпом равным 15—20%. Опыты показывают, что амурский сазан даже при меньшем посадочном весе не отстает в первое лето жизни от карпа. По сравнению с волжским и особенно тапараванским, амурский сазан растет быстрее, перегоняя этих сазанов на 30—40% (волжский) или 40 — 50% (тапараванский).

Таблица 6

Рост двухлеток амурского сазана

Рыбосовхоз	Спартак[1], 1939			Спартак[1], 1939			Никольский, 1940		
№ пруда	№ 3			№ 5			Карасевый		
Площадь, га	0,15			0,18			0,75		
Колич. выловленных рыб на 1 га	1420			5722			126		
	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп	Дата	Сазан	Карп
Посадочный вес (г)	16.V	67,8	67,9	14.V	39,8	41,9	8.V	25,6	55,6
Осенний вес (г)	23.X	632,0	790,9	24.X	469,5	312,1	26.IX	587,7	812,5
Вес сазана по сравнению с весом карпа (%)	79,9			150,4			72,3		
Продуктивность на 1 га	971			2123			59[2]		
Константа роста	5,505		6,052	6,084		4,951	9,134		7,818

На второе лето (табл. 6) рост сазана остается не плохим. По Никольскому рыбосовхозу наблюдалось отставание сазана на 27,7%; однако следует иметь в виду большую разницу (в пользу карпа) в посадочном весе и крайне незначительную плотность зарыбления пруда. Константа роста для сазана из этого пруда выше константы роста карпа. Из прудов рыбосовхоза „Спартак" в пруде с малой плотностью зарыбления также отмечено отставание сазана, в пруде с плотностью в 4 раза большей сазан значительно перегнал карпа.

Эти данные, как и по тапараванскому сазану, делают почти несомненной зависимость относительной скорости роста сазана и карпа от плотности посадки.

По длине тела в 1-й год жизни амурский сазан перегоняет разбросанного карпа: так, по Никольскому рыбосовхозу мы имеем (1939 г., 1-й новый опытный пруд) для сазана $l_1 = 9{,}2$ см, для карпа $l_1 = 8{,}5$ см.

---

[1] Данные по рыбосовхозу „Спартак" публикуются с разрешения Ф. Н. Михайлова.

[2] В расчеты продуктивности включены выращивавшиеся в этом же пруду гибриды — карпокараси. Общая низкая продуктивность объясняется наличием в пруду хищной рыбы (щуки) и высокими отходами.

Для пруда № 28 рыбосовхоза „Спартак" (1938 г.) соответственно для сазана $l_1 = 13{,}2$ см, для карпа $l_1 = 13{,}1$ см.

По более старшим возрастным категориям данных нет.

Гибриды тапараванского и волго-каспийского сазанов

Полученные нами в 1938 и 1939 гг. гибриды от скрещивания сазанов друг с другом выращивались в семи опытных прудах Никольского рыбосовхоза. Результаты выращивания оказались очень пестрыми, но в общем только в одном пруде к концу первого года гибриды перегнали контрольных карпов. В этом пруде посадочный вес гибридов был в $3^1/_2$ раза больше, чем посадочный вес карпов. В остальных прудах наблюдалось отставание гибридов, выразившееся величиной от 2,4 до 48,4%. Наибольшее отставание отмечено для пруда, где гибриды уже при посадке были вдвое мельче карпа, наименьшее — для пруда, где посадочный вес был равен, но зато плотность населения оказалась очень большой.

Не приводя для краткости всех цифровых данных по опытным прудам, отметим лишь, что в общем гибриды на первом году жизни по скорости изменений веса сильно отстают от разбросанного карпа. Это отставание сохранилось и на втором году, хотя различия в посадочном весе не позволяют сделать окончательных выводов. Никольский рыбосовхоз, 3-й выростной пруд, 1939 г., гибриды: посадочный вес — 91,3 г, осенний вес — 434 г; карпы: посадочный вес — 173,1 г, осенний вес — 940 г.

Линейный рост гибридов в первое лето почти не отличается от роста карпов.

В общем гибриды тапараванского и волго-каспийского сазанов растут в прудах медленно, может быть, лишь немного быстрее тапараванского и мало отличаясь от астраханского дельтового сазана.

Экстерьер и морфометрия сазана

Измерительные признаки

Морфологическая характеристика сазанов, выращиваемых в прудах, преследует двоякую цель: с одной стороны, она позволяет дать более точное представление о систематике сазанов и степени наследования систематических различий, с другой — позволяет сравнить сазанов по ряду хозяйственных показателей (вес и экстерьер в первую очередь). С этих двух сторон мы и подходим к полученным нами данным по сравнительной морфометрии.

Высота и толщина тела. Средние величины по основному индексу экстерьера — отношению длины тела к высоте (l/H) — варируют очень сильно от пробы к пробе (табл. 7). Мы приводим лишь данные по пробам, взятым при осеннем лове (по сеголеткам) и, ради краткости, указываем только крайние значения средних арифметических и средние из средних по каждой группе рыб. Чтобы дать представление о размерах отдельных проб, приведем также среднее количество экземпляров в каждой пробе; по разбросанному карпу оно составляет 38 шт., по тапараванскому — 33, по волго-каспийскому — 60, по амурскому — 72 и по гибридам — 74 шт.

Таблица 7

Основной индекс экстерьера (I/H); результаты обработки проб сеголеток двумя методами

Группа / Генотип	Метод „средних из „средних"				Метод „средних различий"		Достоверность различий между сазанами[1]		
	вариация средних	n	общая средняя $M_M \pm m$	N	средние различия $M_Q \pm m_Q$	N	волго-каспийский сазан (II)	амурский сазан (III)	гибриды (I—II)
Разбросанный карп (контроль) 0	2,42—2,86	15—103	2,637±0,025	22	—	—	—	—	—
Тапаравanский сазан I	2,92—3,21	20—69	3,120±0,037	8	+0,483±0,025	14	1,97;3,98	2,36;1,71	1,33;1,23
Волго-каспийский сазан II	2,82—3,19	1—196	2,986±0,057	6	+0,304±0,037	7	—	0,16;1,53	0,87;3,11
Амурский сазан III	2,93—3,10	7—200	2,997—0,036	4	+0,394±0,046	4	—	—	0,93;0,92
Гибриды между тапаравanским и волго-каспийским сазанами I—II	2,94—3,23	27—224	3,047±0,040	6	+0,441±0,023	10	—	—	—

Из табл. 7 видно, что у карпов индекс экстерьера значительно меньше, чем у сазанов. Среди сазанов выделяется особенно большой величиной индекса тапаравanский сазан. Гибриды между двумя сазанами занимают по величине индекса промежуточное положение. Амурский и волго-каспийский сазаны имеют менее прогонистое тело, чем тапаравanский сазан (индекс меньше), мало отличаясь друг от друга.

Обработка двумя методами дает хорошо совпадающие результаты. Различия в ряде случаев вполне статистически достоверны (табл. 7), но и при небольшой достоверности (тапаравanский — амурский) высоко вероятны благодаря двойной проверке.

По толщине тела средние арифметические также сильно изменчивы (табл. 8). Используя оба метода обработки, получаем очень сходные результаты. Наименьшее значение отмечено для тапаравanского сазана, для него наиболее велико и среднее различие. Гибриды занимают промежуточное положение между исходными формами. Несколько разноречивые результаты дает только амурский сазан: по методу M_M он имеет среди сазанов наибольшую толщину тела, однако, по методу средних различий он уступает по толщине тела волго-каспийскому сазану. Что ближе к действительности, пока установить невозможно.

[1] В графе „достоверность различий" слева указывается достоверность различия между общими средними, справа — между средними различиями.

Таблица 8

Индексы толщины тела и наибольшего обхвата тела

Генотипы	Группа	Толщина тела				Обхват тела			
		метод $M_м$		N	метод M_q	N	метод $M_м$	N	метод M_q	N
		вариация средних	$M_м \pm m$		$M_q \pm m_q$		$M_м \pm m$		$M_q \pm m_q$	
Разбросанный карп (контроль)	0	18,62—22,23	20,70±0,20	25	—	—	94,41±0,42	10	—	—
Тапараванский сазан	I	16,95—19,21	18,48±0,13	9	—2,33±0,25	9	79,08±0,88	5	—14,84±0,69	5
Волго-каспийский сазан	II	17,70—21,23	19,27±0,64	5	—0,97±0,49	5	83,60[1]	—	—	—
Амурский сазан	III	19,47—20,07	19,75±0,13	4	—1,64±0,16	4	82,57±1,56	3	— 9,70±0,62	2
Гибриды	I—II	17,84—19,49	18,63±0,13	7	1,84±0,32	7	82,24±0,07	2	13,40±0,69	2

Различия статистически не достоверны (на таблице не приведены). Таким образом, по двум важнейшим экстерьерным показателям худшими из исследуемых сазанов являются тапараванские, лучшими — амурские и волго-каспийские. Гибриды характеризуются промежуточными показателями.

Наибольший обхват тела. По наибольшему обхвату тела (обработано немного проб) карп особенно резко отличается от сазанов (табл. 8). Среди последних тапараванский сазан отличается наименьшим относительным обхватом, амурский — наибольшим; по волго-каспийскому промерен только один экземпляр. Различия между амурским сазаном, с одной стороны, и тапараванским — с другой, а также с гибридами статистически достоверны при обработке данных по методу средних различий.

Показатели для гибридов, как и по ранее разобранным признакам, промежуточны.

Упитанность. Коэффициент упитанности Фультона, конечно, не может служить исчерпывающим показателем степени упитанности, но, как это установлено последними исследованиями [Сигов (*a*, *b*), Себенцов и Имерлишвили], имеет важное рыбохозяйственное значение, так как связан прямо или косвенно со степенью зимостойкости сеголеток карпа.

По всем обработанным пробам (табл. 9) по карпу получены значительно большие величины коэффициента упитанности (выше 3), чем по сазану. Среди сазанов резко выделился амурский сазан ($P = 2{,}866$), остальные группы сазанов имеют наименьшие показатели и реально не отличаются друг от друга.

[1] Был измерен только один экземпляр.

Нужно отметить, что по волго-каспийскому сазану ильменной сеголеток дал такие же величины, как и сеголеток, выращенный в прудах.

Вычерченные нами кривые зависимости между длиной и весом для трех групп сазанов по средним величинам для каждой пробы (рис. 2) подтверждают наш вывод о несомненном значительном преимуществе амурского сазана (при прудовом выращивании) по сравнению с остальными.

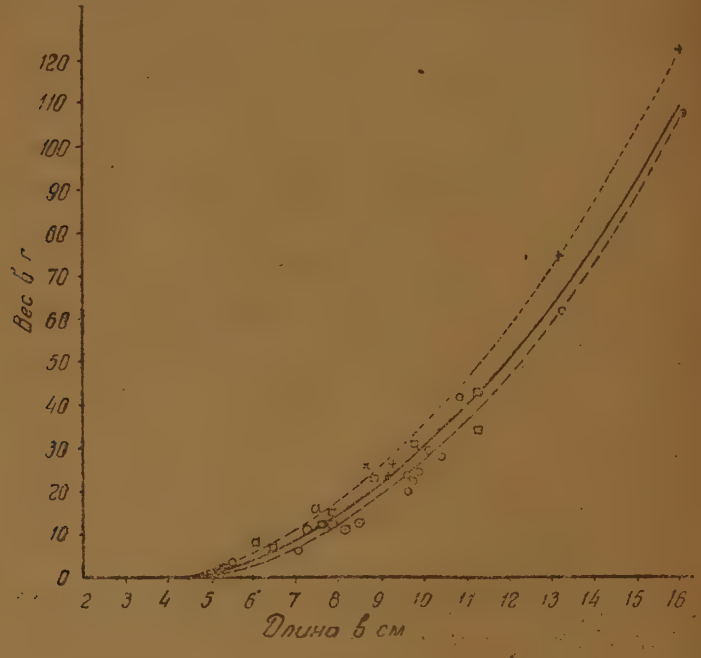

Рис. 2.

Прочие экстерьерные показатели. Для анализа шести измерительных признаков, сильно зависящих от возраста и размеров рыб, были отобраны пробы сеголеток со средней длиной от 6,5 до 11,5 см. По всем шести индексам были вычислены средние из средних арифметических, по двум (ширина лба и длина спинного плавника), кроме того, средние различия ($M_q \pm m_q$). В сильно сокращенном, сжатом виде результаты обработки представлены на табл. 10.

По длине головы никаких различий не установлено. У всех сазанов голова относительно короче, чем у разбросанных карпов.

По ширине лба выделяется малым значением индекса тапаравanский сазан (близкий к разбросанному карпу). Обработка по методу средних различий дает такие же результаты, как и по методу средних из средних, что резко увеличивает достоверность различий.

По длине спинного плавника также выделяется малым значением индекса (меньше, чем у карпа) тапаравanский сазан; у амурского сазана плавник имеет наибольшую длину. Снова наблюдается совпадение результатов обработки обоими методами.

По трем остальным признакам намечаются ясные различия. Тапаравanский сазан имеет небольшое $A - D$ расстояние, но зато наи-

Таблица 9

Коэффициенты упитанности для ряда проб сеголеток

Рыбосовхоз	Дата	Пруд	Разбросанный карп (контроль)	Тапаравански сазан I	Волго-каспийский сазан II	Гибриды I—II	Амурский сазан	n Карп	n Сазан
Никольский	1938	3-й выростной	3,315±0,037	2,698±0,032	—	—	—	19	20
»	1938	3-й мальковый	3,290±0,039	2,561±0,020	—	—	—	30	29
»	1939	1-й выростной	3,045±0,041	2,666±0,021	—	—	—	26	23
»	1939	3-й новый опытный	3,200±0,036	2,622±0,013	—	—	—	16	75
»	1939	8-й нагульный	3,215±0,020	—	—	—	—	51	—
»	1939	9-й »	3,242±0,021	—	—	—	—	50	—
Мосрыбвтуз	1934	10-й опытный	—	—	2,642±0,018	—	—	—	50
Дельта Волги	1938	Ильмень	—	—	2,715±0,019	—	—	—	50
»	1938	»	—	—	2,671+0,026	—	—	—	40
Никольский	1939	4-й нагульный	3,148±0,026	—	—	2,682±0,017	—	50	46
»	1938	2-й мальковый	—	—	—	2,852±0,029	—	—	52
»	1939	5-й выростной	—	—	—	2,634±0,014	—	—	61
Спартак	1938	9-й выростной	—	—	—	—	2,847±0,013	—	200
»	1938	28-й »	3,534±0,042	—	—	—	2,852±0,029	25	25
Никольский	1939	1-й новый опытный	3,274±0,026	—	—	—	2,900±0,021	23	57
Средние из средних			3,258±0,044	2,638±0,031	2,676±0,021	2,639±0,023	2,866±0,017	—	—

Таблица 10

Длина головы, ширина лба, антедорзальное и постдорзальное расстояния, длина спинного плавника и длина хвостового стебля у сеголеток сазанов (индексы)

Генотип	Длина головы, %		Длина тела, см	Ширина лба, %			Антедорзальное расстояние, %		Постдорзальное расстояние, %		Длина хвостового стебля, %		Длина спинного плавника, %		
	среднее из средних	число проб N	среднее из средних	среднее из средних	число проб N	$M_q \pm m_q$	$M_ж$	число проб N	$M_ж$	число проб N	$M_ж$	число проб N	$M_ж$	число проб N	$M_q \pm m_q$
Разбросанный карп	33,35	18	8,95	36,47	16	—	52,40	22	18,74	7	17,11	8	34,28	—	—
Тапарававский сазан I	30,46	10	8,89	36,50	10	−0,02±0,25	50,59	10	19,02	2	17,83	3	33,84	11	−0,03±0,16
Волго-каспийский сазан II	30,17	4	8,73	38,62	1	+1,95±1,55	51,49	2	—	—	17,43	1	35,75	2	+1,03±0,81
Гибриды I—II	30,47	3	8,66	38,31	3	+1,77±0,46	50,11	5	18,96	3	18,18	1	35,21	5	+0,80±0,19
Амурский сазан	30,21	3	8,91	38,33	3	+1,14±0,56	50,06	4	18,39	2	17,75	2	36,62	4	+1,77±0,95

большее $p — D$ расстояние и длинный хвостовой стебель. Волго-каспийский сазан характеризуется сильно увеличенным $A — D$ расстоянием и наименьшим хвостовым стеблем. У амурского сазана и $A—D$ и $p—D$ расстояния невелики, но зато, как мы видели, значительно увеличен в длину спинной плавник. Что касается гибрида, то, в общем, он близок к тапарававскому сазану.

Отмеченные здесь особенности не случайны, так как некоторые из них обнаруживаются даже при поверхностном осмотре сазанов. Так, у амурских сазанов плавник очень вытянут, лучи в нем сидят на большом расстоянии друг от друга, в целом, он несколько сдвинут к голове, что сказывается на величине $A — D$ расстояния.

Таким образом, по многим экстерьерным признакам удается найти несомненные различия между сазанами при их выращивании в сходных условиях в прудах. Эти различия, хотя и касаются ряда крайне изменчивых признаков, несомненно наследственны. С рыбохозяйственной точки зрения, экстерьерные показатели тапарававского сазана значительно хуже, чем те же показатели у других сазанов; наилучшим экстерьером обладает амурский сазан.

Счетные признаки

Число лучей в спинном плавнике. Этот признак, по Световидову (Svetovidov), можно считать одним из важнейших для внутривидовой систематики сазана, а также и для определения видовых различий.

По Rendahl, C. carpio L. отличается от близкого к нему китайского вида C. haematopterus Reg. средним числом лучей *D*. В табл. 11 дана сводка наших материалов (по сеголеткам). Так как метамерия вообще, и в частности дифференциация лучей спинного плавника, несомненно, зависят от внешних условий, помимо обычных „средних из средних" и „средних различий", мы высчитали также выравненные средние (см. примечание к табл. 11). Совпадение результатов обработки по методам $M_м$ и M_q оказалось исключительно большим.

Таблица 11

Число ветвистых лучей в спинном (*D*) плавнике у сеголеток

Генотип	$M_м \pm m$	N	$M_м$ выравненные [1] по разбросанным карпам	$M_q \pm m_q$	N	Достоверность различия [2]		Амурский
						тапараванский	волго-каспийский	
Тапараванский сазан	18,55±0,11	13	18,51	—1,49±0,14	11	—	7,5;2,5	2,2;1,8
Волго-каспийский сазан . .	1,10±0,08	6	19,49	—0,42±0,39	4	7,5;2,5	—	7,8;3,4
Гибриды I—II от ♀ тапараванской, 1939 .	18,22±0,07	5	18,81	—	5	2,3 —	6,5 —	4,1 —
от ♀ волго-каспийской, 1938	19,98±0,33	4	19,42	—0,91±0,21	4	2,6 —	0,2 —	3,6 —
Амурский сазан	17,53±0,16	5	18,09	—1,93±0,19	4	2,2;1,8	7,8;3,4	—
Контроль — разбросанный карп	19,86±0,11	28	20,00	—	—	—	—	—

Волго-каспийский сазан имеет в среднем наибольшее число лучей (немногим меньше, чем карп), тапараванский — значительно меньшее. Гибриды занимают, судя по выравненным средним, промежуточное положение. Различия между реципрокными гибридными скрещиваниями указывают на возможную матроклинию, однако, более вероятно влияние различных условий 1938 и 1939 гг. У амурского сазана средняя меньше всех остальных.

Различия между сазанами статистически достоверны, кроме комбинации тапараванский — амурский, но и здесь несомненны, так как сохраняются при разных методах обработки.

Цифры по волго-каспийскому и амурскому сазанам очень близки к известным из литературы (Световидов, Дрягин, Берг и др.). Различие между европейским и дальневосточным подвидами сохраняется и при их разведении в прудах. Интересно, что тапараванский сазан, [как и аральский, по Никольскому (*a*) и Дрягину] оказывается по этому признаку приближающимся к амурскому.

[1] По каждой пробе средняя для сазана изменялась настолько, насколько средняя для карпа отличалась от 20,0, затем для измененных средних вычислялась общая средняя.

[2] Слева—по средним из средних ($M_м$); справа — по средним различиям (M_q).

Число лучей в брюшном и анальном плавниках. Эти признаки не дают различий при сравнении разных сазанов друг с другом.

Число чешуй по боковой линии (*l. l.*). По этому признаку резко выделяется амурский сазан (табл. 12). Различие между ним и остальными вполне достоверно; отношение амурский/тапараванский = 5,7; амурский/волго-каспийский = 6,3. Таким образом, различие по числу чешуй, как и по числу лучей в спинном плавнике (Световидов) сохраняется при разведении европейского и дальневосточного сазанов в прудах. Отметим, что число чешуй, несмотря на это, оказалось сильно зависящим от внешних условий.

Жаберные тычинки. Как и по предыдущему признаку, сазаны разделяются по числу жаберных тычинок (на наружном и внутреннем крае 1-й жаберной дуги) на 2 группы: амурских сазанов с уменьшенным числом тычинок, с одной стороны, тапараванским, волго-каспийским и гибридных сазанов — с другой (табл. 12). Так как у мелких сеголеток формирование жаберных тычинок нередко не закончено, были выбраны пробы наиболее крупных сеголеток по одной из каждой группы; анализ цифр показывает, что все три группы сеголеток дают средние величины, достаточно ясно отличающиеся друг от друга.

Отношение разности средних к своей ошибке (ratio) составляет: тапараванский/амурский = 8,2; тапараванский/волго-каспийский = 4,0; волго-каспийский/амурский = 5,9.

Тапараванский сазан стоит ближе всего к разбросанному карпу, гибриды близки к тапараванскому сазану. Все сазаны имеют меньшее число жаберных тычинок, чем разбросанный карп.

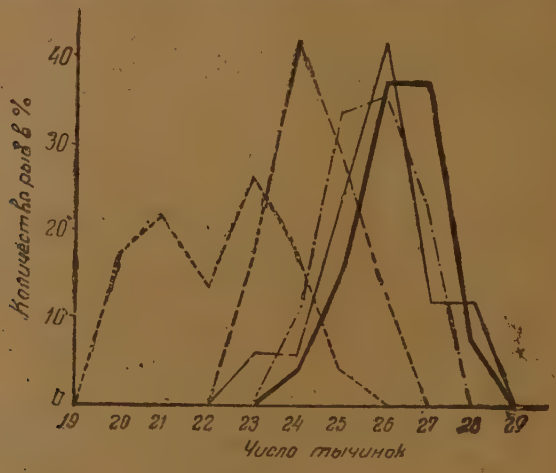

Рис. 3.

Изучение числа тычинок по внутреннему краю 1-й дуги дает совершенно сходные результаты, поэтому цифры нами не приводятся. На рис. 3 даны вариационные кривые числа жаберных тычинок по пяти пробам наиболее крупных сеголеток.

Как мы видим, отличие амурского (и китайского) сазана от европейского по числу жаберных тычинок (Световидов) также сохраняется при прудовом выращивании сазанов.

Число чешуй по боковой линии и число жаберных тычинок

Генотип	Число чешуй по боковой линии			Число жаберных тычинок на 1 дуге (наружный край)					Число жаберных тычинок (выборочные пробы [2])				Достоверность различия по выборочным пробам		
	$M_M \pm m$	вариация M	N	$M \pm m$	N	$M_q + m_q$	N	достоверность различия [1] амурский сазан	Пруд, рыбсовхоз, дата	средний вес (г)	$M \pm m$	n	волго-каспийский сазан	амурский сазан	разбросанный карп
Тапаравайский сазан	39,08±0,24	38,00—40,18	12	23,85±0,30	7	—1,37±0,31	6	4,9; 5,4	3-й выростной, Никольский, 1938	62,5	25,82±0,31	17	4,0	8,2	1,4
Волго-каспийский сазан	38,97±0,19	38,44—39,35	4	—	—	—	—	—	Ряд прудов, Обираловка, 1937	180,0	24,38±0,19	24	—	5,9	8,3
Амурский сазан . . .	37,50±0,14	37,20—37,97	6	21,94±0,25	4	—3,80±0,32	3	—	28-й опытный, Спартак, 1938	78,0	22,17±0,32	23	5,9	—	11,9
Гибриды I—II	39,10±0,40	37,68—40,40	7	24,15±0,78	3	—0,96±0,44	3	2,7; 5,2	5-й выростной, Никольский, 1939	32,8	25,68±0,12	60	5,8	10,3	3,4
Контроль—разбросанный карп	—	—	—	25,54±0,22	13	—	—	—	5-й выростной, Никольский 1939	60,9	26,29±0,13	52	8,3	11,9	—

[1] Слева — отношение для средних из средних (M_M), справа — для средних различий (M_q).

[2] По пробам с наибольшим средним весом сеголеток.

Глоточные зубы. По расположению и числу глоточных зубов никаких различий не установлено. Обычная формула 1.1.3—3.1.1, редко 1.3—3.1.1 и 1.1.3—3.1, крайне редко 1.1.1.3—3.1.1. и 1.3—3.1. Зубы, таким образом, трехрядные; редукции, сходной с редукцией у голых и линейных карпов [Кирпичников *(f)*] не обнаружено.

Длина пищеварительного тракта

Небольшие материалы по тапараванскому и амурскому сазанам дают в общем одинаковые величины для индекса длины пищеварительного тракта. Однако метод средних различий позволяет обнаружить различие и по этому признаку (табл. 13) — у амурского сазана

Таблица 13

Индекс длины кишечника у тапараванского и амурского сазанов (с контролем в виде разбросанных карпов). Никольский рыбосовхоз

Генотип	1-й выростной пруд 16. X 1939		1-й мальковый пруд 9.IX 1939		3-й новый опытный пруд 8.IX 1939		1-й новый опытный пруд				Средние различия $M_q \pm m_q$
							8.IX 1939		17.X 1939		
	средний вес (г)	индекс длины кишечника	средний вес (г)	индекс длины кишечника	средний вес (г)	индекс длины кишечника	средний вес (г)	индекс длины кишечника	средний вес (г)	индекс длины кишечника	
Тапараванский сазан	40,5	2,24	29,3	2,15	15,4	2,01	—	—	—	—	$-0,35 \pm 0,068$
Амурский сазан . . .	—	—	—	—	—	—	22,6	2,30	23,8	2,19	$-0,17 \pm 0,010$
Разбросанный карп	24,9	2,57	28,0	2,64	16,7	2,27	20,3	2,46	19,9	2,37	—
Различие .	—	—0,33	—	—0,49	—	—0,26	—	—0,16	—	—0,18	

Достоверность по различию $\frac{\text{тапараванский}}{\text{амурский}} = 2,75$

длина кишечника несколько больше, чем у тапараванского, т. е. различие с разбросанным карпом меньше. Разность статистически недостоверна, но высоко вероятна.

Влияние внешних условий

Перевезенные в Никольский рыбосовхоз, а также ряд других прудовых хозяйств средней и северной полосы СССР сазаны попадают в условия, сильно отличающиеся от условий мест их естественного обитания. Размножение и развитие проходят здесь при других температурах, в иные календарные сроки, при иных гидрологических и гидрохимических показателях. Изменяются состав пищи, скорость течения воды, биоценологические компоненты и т. д. Естественно ожидать, что рост и строение перевезенных с целью акклиматизации сазанов будут значительно модифицированы. Вместе с тем, в самих рыбных хозяйствах условия различных прудов также сильно изменчивы, непостоянны и климатические факторы — одно лето не похоже на другое. Отсюда следует, что и между пробами одного и того же

(по происхождению) сазана, взятыми в разных прудах и в разные годы, также должны быть существенные различия. Попытаемся наметить некоторые из них.

Рост

Соотношения скорости роста трех исследуемых сазанов в прудах не соответствуют тем же соотношениям для естественных водоемов. По Пробатову, Правдину, Анищенко и другим авторам, амурский сазан на родине растет очень медленно, не достигая к 5—6 годам даже среднего веса в 1 кг. Эти данные требуют проверки, так как число годичных колец на чешуе сазана определить не всегда легко. Особенно это относится к сазану Амура, так как наличие четырех ежегодных больших паводков на Амуре может сопровождаться отложением хорошо заметных добавочных колец. Интересно, что дальневосточный озерной сазан из оз. Удыль, по Пробатову (цитируется по Анищенко), характеризуется очень хорошим темпом роста.

Однако, если даже в данных Пробатова имеется ошибка в сторону преувеличения возраста сазана, мы вправе считать рост амурского сазана либо менее быстрым, чем рост волго-каспийского, либо во всяком случае не большим, чем этот последний. Это хорошо сходится с данными о медленном росте в Амуре и многих других видов рыб (Пробатов), а также с данными о бедности Амура кормовыми ресурсами (Правдин).

Тапараванский и особенно волго-каспийский сазаны в природных условиях растут не плохо. По данным Зуссер (*a*, *b*), для волго-каспийского сазана „ходовой" расы, т. е. зимующей в приморском районе и весной идущей на нерест в дельту Волги, характерен следующий весовой рост:

Двухлетки	564 г.	Четырехлетки	1 422 г.
Трехлетки	964 г.	Пятилетки	1 919 г.

Местный „ямный" сазан растет немного медленнее[1].

По указанию Савельева и Арнольда, тапараванский сазан в пятилетнем возрасте также достигает около 2 кг веса. Однако, по данным Арнольди и Куликовой, линейный рост тапараванского сазана замедлен: трехлетки имеют длину 20,2 см, четырехлетки — 27,9 см. Эти данные требуют дополнительной проверки.

Особенно много данных по линейному росту волго-каспийского сазана. Имея в трехлетнем возрасте длину от 25,8 см [„ямный" сазан по Зуссер (*b*)] до 32—33 см (Зуссер — для ходового сазана; Пожалуева; Петров и др.), он уступает по темпу роста только куринскому сазану (Борзенко).

В прудах наблюдается ясное различие по темпу роста тапараванского и волго-каспийского сазанов — тапараванский значительно отстает. На Никольском рыбосовхозе сазаны пятилетки имели вес в среднем около 1650 г, шестилетки — 1800 г, почти вдвое меньше, чем разбросанный карп. Волго-каспийский сазан в прудовых условиях на 4-м и 5-м году жизни отстает от разбросанного карпа лишь на 20—30%.

Наиболее резкое изменение касается амурского сазана: он растет в прудах лучше всех остальных сазанов, перегоняя при известных

[1] Вопрос о „ходовом" и „ямном" сазане не может еще считаться вполне выясненным, но на основании ряда наблюдений можно считать их различия ненаследственными, целиком зависящими от внешних условий.

условиях даже разбросанного карпа. Эта особенность амурского сазана может быть отчасти понята при сопоставлении биологии различных форм сазана. Суровые условия Амура — короткий вегетационный период, частые разливы и бескормица, низкие температуры — должны обусловливать жесткий естественный отбор в направлении повышения поисковой активности, а, может быть, также и усвояемости пищи. В дельте Волги кормовая база значительно богаче, так же как и в Тапараванском озере (сборник „Джавахетия", Каврайский). Высокая активность при поисках пищи обеспечивает амурскому сазану быстрый рост в прудах.

При анализе скорости роста различных сазанов мы пришли к заключению, что относительный рост всех сазанов зависит от плотности посадки рыбы в пруды — при увеличенных плотностях посадки скорость роста сазана по отношению к росту карпа увеличивается. Эта закономерность особенно отчетлива для амурского сазана, но установлена с несомненностью также и для тапараванского. Она становится понятной, если исходить из изложенного выше предположения; поисковая активность амурского сазана должна быть особенно велика, но и любой другой дикий сазан вынужден в гораздо большей степени отыскивать корм в естественных водоемах, чем культурный карп в прудах. В условиях большой густоты посадки и, отсюда, ожесточенной конкуренции за пищу, выявляются преимущества, имеющиеся у сазана и частично утерянные карпом.

Что касается высокой усвояемости корма, то, если она и увеличена благодаря естественному отбору у амурского сазана, то, несомненно, также значительно увеличена при помощи селекции у разбросанного карпа. Мы можем предполагать лишь некоторые различия в этом отношении между разными сазанами.

Различия в скорости роста исследуемых форм могут быть связаны также с различиями в характере питания сазана в разных водоемах и, возможно, с мелкими морфологическими изменениями в строении кишечника, жабр, зубов, пищеварительных желез и т. д. Отсутствие сведений в этой области не позволяет пока проверить наличие такой зависимости. Можно отметить только, что в прудах основной пищей сазанов являются личинки хирономид, в естественных же водоемах их удельный вес значительно падает (Волга, озера Закавказья), а иногда и сходит на-нет (Средняя Азия). Так, по Никольскому (*a*, *b*) аральский сазан питается почти исключительно растительным кормом. Естественно думать, что сазаны, приспособленные в основном и в естественных водоемах к питанию хирономидами, будут в прудах расти быстрее других сазанов.

Изменение относительной скорости роста при выращивании сазанов в прудах — яркое доказательство огромного значения наследственных физиологических различий между расами рыб и широкого распространения тонких, своеобразных приспособлений рыб к условиям данного водоема. Вместе с тем наши данные говорят о том, что тугорослость какой-либо расы рыб в естественном водоеме не означает еще ее малой ценности для акклиматизационных работ. При выращивании в одинаковых прудовых условиях (или в каком-либо вновь заселяемом большом водоеме) соотношения темпов роста могут оказаться полностью изменившимися. Buschkiel (*a*, *b*) приводит яркие примеры изменения скорости роста культурного европейского карпа при его акклиматизации в Голландской Индии.

Не приводя здесь данных по влиянию на скорость роста сазана различий в прудовых условиях, отметим лишь, что, как и для других рыб, это влияние очень велико. В качестве примера укажем лишь,

что тапараванский сазан одного и того же происхождения в один и тот же год имеет средний вес в конце первого лета около 1 г в одном пруду и около 60 г в другом.

Колебания могут быть и значительно больше: важно отметить, что такие большие различия в скорости роста оказываются тесно связанными с рядом морфологических различий модификационного типа [такая связь отмечается в работах Hubbs (*c*, *d*)], часто имеющих приспособительный характер. Их анализ будет дан в отдельной статье.

Морфометрия

По большинству систематических признаков сазана наблюдается несомненная, иногда довольно значительная модификационная изменчивость. В отношении экстерьерных показателей эта изменчивость очень велика и легко обнаруживается при сравнении рыб, выращенных в различных прудах. Так, в 1938 г., по тапараванскому сазану из двух опытных прудов были получены следующие значения для основных индексов.

	3-й выростной пруд	3-й малковый пруд
Число измеренных рыб (*n*)	20	29
Вес (г)	60,2	25,5
Длина тела (см)	13,25	9,94
Индекс высоты тела (%)	2,950	3,206
Индекс толщины тела (%)	18,49	18,18
Индекс длины головы (%)	29,60	30,32
Индекс ширины лба (%)	37,48	36,48
Индекс длины спинного плавника (%)	34,48	33,53
Коэффициент упитанности	2,70	2,56
Возраст (дни)	105	103

В данном случае различия связаны с разной скоростью роста исследованных сазанов; но в других случаях и при одинаковой скорости роста экстерьер может быть совершенно несходным.

Такая же широкая изменчивость экстерьерных признаков наблюдается и у культурного карпа. Наиболее яркие примеры подобного рода приводятся в статье Wunder (*b*). Культурный карп, перевезенный в Америку и одичавший там, резко изменил свою внешность и в настоящее время сильно напоминает по экстерьеру волго-каспийского сазана (Forbes a. Richardson). Зависимость экстерьера от условий выращивания дала повод многим ихтиологам и рыбоводам [Спичаков (Spiczakov), Аверинцев и др.] считать измерительные признаки вообще непригодными для целей систематики рас и пород рыб, в частности карпа. Ошибочность этого мнения совершенно очевидна; несмотря на большую изменчивость индексов экстерьера, они обнаруживают несомненную связь с наследственными различиями рас, ясные различия по индексам установлены нами при сравнении трех форм сазана при их прудовом выращивании.

Так называемые „счетные" или „меристические" признаки сазана, считающиеся более пригодными для систематики, также изменяются под влиянием внешней среды. В табл. 14 мы приводим данные по двум признакам (число чешуй и лучей), разбитые по годам.

Таблица 14

Годичные колебания по числу чешуй в боковой линии и числу лучей в спинном плавнике

(Никольский рыбосовхоз)

Признак	*l. l.* (число чешуй)		*D* (число лучей в спинном плавнике)		
Генотип	Тапараванский сазан I	Гибриды I—II	Тапараванский сазан I	Гибриды I—II	Разбросанный карп
M за 1938 г. (по данным осеннего лова сеголеток)	39,42 40,18 39,93 39,67	39,89 39,96 — —	18,85 18,40 18,59 18,10	19,52 20,63 — —	20,73 20,26 20,21 20,63 20,81 20,35 20,10
Средние из средних	39,80±0,16	39,93±0,04	18,48±0,16	20,07±0,56	20,44±0,11
M за 1939 г. (по данным осеннего лова сеголеток)	38,13 38,42 38,04	38,25 37,68 38,12	18,38 18,96 18,13	18,30 18,00 18,41 18,30	19,33 19,12 19,56 19,42 19,48 19,74 19,25
Средние из средних	38,20±0,12	38,02±0,17	18,4±0,25	18,25±0,09	19,51±0,09
Достоверность различия	8,0	10,8	6,0	3,2	6,8

В четырех случаях из пяти различия между средними для 1938 г. и средними для 1939 г. вполне статистически достоверны. Анализ цифр заставляет предположить, что мы имеем здесь дело с комплексным влиянием условий выращивания в период дифференцировки чешуи и плавников, различным в различные годы. И по числу чешуй и по числу лучей в плавниках 1938 г. дает более высокие средние по всем трем исследованным генотипам. Из отдельных компонентов среды, разделяющих эти годы, следует выделить температуру; на ранних стадиях эмбрионального и постэмбрионального развития мальков средняя температура воды в 1939 г. была значительно выше, чем в 1938 г. Это хорошо сходится с отмечаемой рядом автором тесной зависимостью между числом метамеров у рыб и температурой — увеличением количества метамеров по мере продвижения с юга на север [Jordan, Hungtman, Hubbs (*a, b, e*) и др.].

К сожалению, сезонные различия, установленные нами, не полностью устраняют возражение, которое встречают опыты Schmidt по экспериментальному изменению числа позвонков и числа лучей у Salmo и Lebistes под влиянием изменения гидрохимических и температурных условий эмбриогенеза [Schmidt (*c, e*)]. Можно допустить, что и в том и в другом случае имела место дифференцированная гибель генотипов — различная в различных условиях и в разные годы. Однако эта возможность в наших опытах становится весьма мало вероятной. Большая величина изменений средних и параллельное изменение разных генотипов делает почти несомненным модификационный характер наблюдавшихся различий.

Обсуждение полученных данных

Мы затронули здесь только две группы различий между дикими сазанами — различия по скорости роста и по общей морфометрии. Обширная группа физиологических особенностей, имеющая, несомненно, очень большое значение при анализе первичных таксономических единиц (Калабухов) — рас и подвидов — были оставлены пока в стороне. Нам кажется очевидным, однако, что и те морфологические признаки, которые подверглись изучению, тесно коррелированы с рядом физиологических признаков; в частности, это относится к экстерьерным показателям. То же можно отметить и в отношении скорости роста.

Проведенный выше анализ позволяет утверждать, что тапараванский, волжский и амурский сазаны представляют собой формы, уже далеко разошедшиеся в процессе эволюционной дивергенции. Основные их особенности, установленные при изучении непосредственно в естественных водоемах (в частности, по волжскому и амурскому сазанам), оказываются наследственными и сохраняются, несколько сдвигаясь, при выращивании (с момента оплодотворения) в прудах. При этом сохраняются не только различия европейского и амурского подвидов, но и различия более молодых групп — тапараванского и волго-каспийского сазанов.

Следует сделать оговорку, что все сравнение нами проводилось путем совместного выращивания исследуемого сазана с контролем (разбросанным карпом). Тем самым во всех опытах неизбежно приходилось иметь дело с конкуренцией, что несколько снижает ценность выводов с различиями по скорости роста. Большая в условиях конкуренции скорость роста безусловно говорит о ряде преимуществ данной группы рыб, в частности, о высокой поисковой активности. Однако окончательная характеристика сравнительной скорости роста может быть получена только в опытах с раздельным выращиванием, требующих большой повторности и тем самым пока технически не осуществимых.

К счастью, в отношении морфологической характеристики сазанов дело обстоит лучше. Проведенное нами сравнение с использованием двух параллельных методов ($M_м$ и M_q) позволяет получить довольно верное представление о действительных различиях между сазанами.

Пока трудно дать биологическое объяснение найденным нами различиям, можно сделать лишь несколько беглых замечаний. Различия в скорости роста мы пытались связать с характером питания исследованных сазанов на их родине. С этим же, вероятно, связаны и некоторые экстерьерные вариации, в частности, прогонистость тела, а также положение и размеры спинного плавника, но анализ подобных связей проводить преждевременно. Общее уменьшение средних по трем меристическим признакам амурского сазана, на наш взгляд, указывает на уменьшение количества сегментов, но это предположение требует проверки. С одной стороны, неясно, какое это имеет значение в смысле адаптации к условиям существования на Дальнем Востоке, с другой — в ряде случаев уменьшение числа чешуй по боковой линии не сопровождается уменьшением числа жаберных тычинок и числа лучей в спинном плавнике (группа среднеазиатских сазанов) (Никольский и Евтюхов, Некрашевич, Дрягин).

Довольно отчетливая картина получается при сравнении наших данных по меристическим признакам с данными ряда литературных источников (табл. 15). По числу лучей и жаберных тычинок европейский, среднеазиатский и закавказский сазаны ясно отделяются от

Таблица 15

Сводка данных по трем основным меристическим признакам сазана

(по всем пробам приведены средние арифметические, по пробам сазана, выращенного в прудах, — средние из средних M_M)

Район	Водоем	Автор	Число лучей в спинном плавнике (D)	Число чешуй по боковой линии (l. l.)	Число жаберных тычинок на 1-й дуге
Восточная Азия	Амур, китайские реки	Световидов	18,1	37,3	Ок. 20
	Амур; молодь	Кирпичников	17,7	—	20,0
	Амур; половозрелые	Кирпичников	18,0	38,3	—
	Амур, пруды РСФСР	Кирпичников	17,5	37,5	22,2
Средняя Азия	Чу	Дрягин	18,8	37,3	23,5
	Или	Никольский Евтюхов	19,3	36,5	25,5
	Чаны	Некрашевич	19,1	37,7	24,8
	Аральское море	Никольский	18,4	36,7	21—24
Закавказье	Кура	Борзенко	—	37,1; 38,0; 38,6	25,6
	Тапаравани	Каменский	17—22	35—40	—
	Тапаравани	Кирпичников	20 (1 экз.)	39 (1 экз.)	24 (1 экз.)
	Тапаравани, пруды РСФСР	Кирпичников	18,6	39,1	25,8
	—	Световидов	18,9	38,4	Ок. 24
Европа	Дельта Волги	Зуссер	—	36,7; 37,2	—
	Дельта Волги, ильмени (сеголетки)	Кирпичников	18,8 18,7 19,1 19,4 19,2 18,7	38,8 39,2 38,8 39,0 38,7 38,4	— — 24,7 25,5 —
	Нижняя Волга (Ахтуба, Каменный Яр)	Кирпичников	19,0 18,7 20,0 19,7 19,4 19,6 19,8	38,7 38,9 — 38,6 38,9 38,8 38,4	 — — — — — —
	Дон (Калач); сеголетки	Кирпичников	19,8 18,1 19,6	38,8 38,9 —	
	Дельта Волги, пруды РСФСР	Кирпичников	19,1	39,0	24,4

дальневосточного. Однако по числу чешуй в боковой линии среднеазиатский сазан близок к восточноазиатскому, а илийский и аральский сазаны имеют еще более уменьшенное количество чешуй. Пробы по европейской группе (Волга, Дон) в общем очень близки — особняком стоят только цифры, приведенные Зуссер (*a*).

Любопытно, что по отдельным пробам сеголеток нижневолжского сазана количество лучей в спинном плавнике сильно вариирует, часто в пределах даже близко лежащих ильменей. Мы предполагаем, что это в основном модификационная изменчивость, слабее появляющаяся у половозрелых особей, благодаря смешению рыб, происходящих из разных ильменей.

Тщательное изучение цифр позволяет думать, что аральский и другие среднеазиатские сазаны могут быть отнесены к подвиду Cyprinus carpio carpio, что хорошо увязывается с их вероятным проникновением в Среднюю Азию с запада. Однако разделение сазана на дальневосточный и европейский подвиды не может считаться абсолютно четким, так как по ряду признаков закавказские (спинной плавник), а особенно среднеазиатские (число чешуй) сазаны значительно приближены к сазану Амура. Мы имеем здесь дело, однако, не с промежуточными по происхождению группами, а, вероятно, с конвергентным изменением ряда признаков в результате приспособления в процессе отбора к местным условиям обитания. С этой точки зрения особый интерес представил бы экспериментальный анализ наследственных особенностей средне азиатских сазанов.

Мы указывали уже, что все без исключения различия между подвидами и расами „дикого" сазана, а также между породами карпа касаются признаков, так или иначе изменяющихся под влиянием различных факторов внешней среды. Это делает очевидным ошибочность представлений о том, что экстерьерные признаки не годятся для систематики вследствие своей исключительной изменчивости. Чем филогенетически „моложе" различие, тем оно менее постоянно. Это было ясно еще Дарвину. Можно добавить к этому, что модификационная изменчивость всех признаков, позволяющих различать родственные систематические группы внутри вида, сочетается с несомненной наследственностью различий между ними по этим же признакам. Это показывает, что модификационные, особенно приспособительные изменения, при изменении условий существования должны играть существенную роль в эволюционных преобразованиях видов, в процессах внутривидовой дивергенции [Кирпичников (*a*, *b*, *c*), Лукин (*a*, *b*), Шмальгаузен (*b*, *c*), Гаузе].

Изученные нами гибриды 1-го поколения между волго-каспийским и тапараванским сазанами (два реципрокных скрещивания) оказались почти по всем признакам промежуточными. Ясного гетерозиса по скорости роста при этом не обнаружено. Промежуточность гибридов заставляет считать различия в генотипе между исходными формами весьма глубокими, охватывающими большое число генов, т. е. имеющими сложную полигенную природу. Это хорошо сходится с наблюдениями Hubbs (*f*) над гибридами некоторых североамериканских рыб. Отсутствие гетерозиса может быть объяснено закономерностями естественного отбора; у диких сазанов отбор по скорости роста вряд ли имел в последнее время особенно большое значение. Любопытно, что при скрещивании дикого сазана с карпом, подвергавшимся длительной селекции на скорость роста, был обнаружен довольно значительный гетерозис [Кирпичников и Балкашина (*a*, *b*), Савельев]. Предположение о связи гетерозиса с закономерностями предшеству-

ющего отбора [Кирпичников (*a*)] требует проверки на других внутривидовых скрещиваниях.

В заключение мне хочется подчеркнуть, что без экспериментального метода внутривидовая систематика рыб не сможет продвинуться дальше. Гладков отмечает, что „история систематики показывает нам, как часто пренебрежение к выявлению наследственной природы найденных изменений приводило к разделению того, что должно быть признано в систематическом смысле однородным". Однако определение удельного веса наследственной и модификационной изменчивости систематических признаков, вместе с определением связи этой изменчивости с экономическими условиями, имеет еще большее значение при разработке проблемы видообразования. Мы попытаемся подробнее остановиться на процессах видообразования у рыб в одной из следующих работ. Сейчас отметим только, что вновь развиваемое Goldschmidt представление о принципиальных различиях между „макро"- и „микро"-эволюцией нам кажется глубоко ошибочным в свете данных, имеющихся в нашем распоряжении в литературе по экспериментальной систематике рыб.

Выводы

1. Сазан (Cyprinus carpio L.) населяет многочисленные, разнообразные по своим условиям водоемы СССР, начиная от рек Азербайджана и кончая суровым, холодноводным Амуром (Берг). Проведенное нами сравнение тапараванского, волго-каспийского и амурского сазанов в условиях прудового выращивания позволило установить ряд наследственных различий между ними по скорости роста и морфометрии.

2. Использовались два метода обработки данных по морфометрии: метод вычисления средних из ряда средних арифметических (M_M) и новый в ихтиологии и рыбоводстве метод средних различий (M_q). Этот последний метод заключается в вычислении различий между средними арифметическими для опыта (сазан) и контроля (карп) по каждому пруду и каждому признаку и затем в определении средних различий по всем пробам для данной группы сазанов. Средние различия для разных сазанов сравниваются друг с другом; они менее зависят от условий выращивания, чем средние из средних.

Оба метода дали почти во всех случаях совпадающие результаты.

3. Наилучшие показатели по скорости роста в прудах обнаружены у амурского сазана, наихудшие — у тапараванского. Амурский сазан перегоняет карпа по скорости весового роста в первое лето, а в условиях повышенной конкуренции и во второе лето. Волго-каспийский и тапараванский сазаны отстают от карпа по скорости роста.

Эти соотношения не соответствуют соотношениям скорости роста исследованных сазанов в естественных водоемах.

4. По упитанности и некоторым экстерьерным показателям выделяется амурский сазан. По остальным особенностям экстерьера к нему близок также и волго-каспийский сазан. Тапараванский сазан отличается прогонистостью тела, малой толщиной спины и малым индексом обхвата. При акклиматизации наблюдается резкое ухудшение экстерьерных показателей тапараванского сазана.

5. По ряду количественных признаков (число лучей в плавниках, число жаберных тычинок и др.) все три группы сазанов резко отличаются друг от друга, причем выделяется амурский сазан. Морфологическая характеристика амурского сазана в общем сходится с описанием, данным Световидовым, что подтверждает обоснованность

его выделения в самостоятельный подвид. С этим необходимо сопоставить его обособление также по скорости роста и экстерьеру.

По ряду признаков тапараванский сазан, в общем более близкий к волго-каспийскому, приближается к амурскому или занимает промежуточное место. Различия между тапараванским и волго-каспийским сазанами довольно велики, несомненно, наследственны и полигенны. Об этом можно судить на основании изучения гибридов между ними, по большинству признаков промежуточных.

6. Опыты подтвердили выводы Schmidt, Гладкова и других исследователей о большой зависимости признаков рас и подвидов от внешних условий. Наиболее резко это выявилось в отношении скорости роста и экстерьера, но и так называемые „стойкие" счетные признаки изменяются под влиянием окружающей среды. Некоторые экстерьерные изменения носят, несомненно, приспособительный характер.

7. Наследственность различий по скорости роста, экстерьерным и счетным признакам и вместе с тем изменяемость всех этих признаков при изменении среды позволяет сделать два вывода:

а. представление о том, что измерительные признаки непригодны для систематики вследствие своей повышенной модификационной изменчивости, ошибочно, так как все признаки низших таксономических категорий изменчивы в очень значительной степени;

б. модификационная изменчивость, особенно приспособительного типа, должна играть значительную роль в процессах внутривидовой дивергенции.

8. Проведенное нами сравнение трех географических форм сазана позволяет сделать также один существенный практический вывод. По общей рыбохозяйственной ценности амурский сазан имеет значительные преимущества перед остальными исследованными сазанами при выращивании в прудах средней и северной полосы СССР. Его высокая зимостойкость [Кирпичников (*f*)], проверяемая сейчас специальными опытами, делает его очень ценным объектом для разведения в северных областях. Необходимо вместе с тем расширить круг испытываемых на пригодность к разведению в прудах и озерах Ленинградской области сазанов, так как подбор наиболее зимостойкой, хорошо растущей формы может в значительной мере разрешить проблему разведения карпов в водоемах Севера.

Всесоюзный институт озерного и речного рыбного хозяйства
и Институт цитологии, гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
28 II 1941

ЛИТЕРАТУРА

Аверинцев С. В. Тр. Якут. Н. рыб. ст., в. 2, 1932.
Анищенко И. А. Рыбн. хоз., № 5, 1939.
Арнольд И. Н. Изв. ВНИОРХ, 21, 1939.
Арнольди Л. В. и Куликова Е. Б. Тр. Севанск. оз. ст., 3, в. 2, 1933.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1, 1932.
Борзенко М. П. Изв. Бак. ихт. лабор., 2, вып. 1, 1926.
Гаузе Г. Ф. Ж. общ. биол., 1, вып. 1, 1940.
Гладков Н. А. Тр. Гос. зоол. музея МГУ, 3, 1936.
Головинская К. А. ДАН, 28, № 6, 1940.
„Джавахетия" (сборник), Тифлис, 1932.
Дрягин П. А. Тр. Кирг. компл. экс. 1932–33 гг., 3, вып. 1, 1936.
Зуссер С. Я. (*a*) Сазан северокаспийского района (рукопись), 1936; (*b*) Рыбн. хоз., № 3, 1938.
Каврайский Ф. Ф. Вестн. рыбопром., № 7—10, 1901.

Калабухов Н. И. Усп. совр. биол., 13, № 3, 1940.
Каменский С. Н. Карповые (Cyprinidae) Кавказа и Закавказья, вып. II, Тифлис, 1901.
Кирпичников В. С. (*a*) Биол. журн., 2, вып. 6, 1933; (*b*) Биол. журн., вып. 5, 1935; (*c*) Биол. журн., 6, вып., 3, 1937; (*d*) Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1938; (*e*) Ж. общ. биол., вып. 1, 1940; (*f*) Рыб. хоз. (в печати), 1941.
Кирпичников В. С., при участии Е. Зубаревой. Зоол. журн. (в печати), 1941.
Кирпичников В. С., при участии И. Шухтиной. Сравнительное выращивание основных форм культурного карпа в рыбхозах Ленобласти, Изв. ВНИОРХ (в печати), 1941.
Кирпичников В. С. и Балкашина Е. И. (а) Зоол. журн. 14, № 1, 1935; (*b*) Биол. журн., 5, вып. 2, 1936.
Кирпичников В. С., Михайлов Ф. Н. и Головинская К. А. Рыбн. хоз. СССР, № 5, 1936.
Лукін Е. І. (*a*) Уч. Зап. Харк. Держ. Унів., № 2—3, 1935; (*b*) Уч. Зап. Харк. Держ. Унів., № 6—7, 1936.
Некрашевич Н. Г. Тр. Зап. Сиб. отд. ВНИОРХ, 1, 1934.
Никольский Г. В. (*a*) Тр. Арал. отд. Ин. морск. рыбн. хоз., 3, 1935; (*b*) Рыбы Аральского моря, 1940.
Никольский Г. В. и Евтюхов Н. А. Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., Отд. биол., 49, 3—4, 1940.
Петров В. В. Бюлл. Всекасп. н. рыб. эксп., № 5—6, 1932.
Пожалуева Е. В. Тр. НИРХ, 3, вып. 2, 1928.
Правдин И. Ф. Рыбн. хоз., № 3, 1940.
Пробатов А. Н. Изв. Перм. биол. ин-та, 10, вып. 1—2, 1935.
Савельев К. И. Изв. ВНИОРХ, 1939.
Себенцов Б. М. и Имерлишвили Т. И. Тр. Ворон. отд. Ин-та пруд. рыбн. хоз., 3, вып. 1, 1940.
Сигов В. А. (а) Тр. Ворон. отд. Ин-та пруд. рыбн. хоз., 3, вып. 1, 1940; (*b*) Рыбн. хоз., № 2, 1939.
Черфас Б. И. Рыбн. хоз. СССР, № 2, 1933.
Черфас Б. И. и Будников К. Н. Рыбн. хоз. СССР, № 8—9, 1932.
Шмальгаузен И. И. (*a*) Сб. „Рост животных", Биомедгиз, 1935; (*b*) Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, изд. Акад. Наук СССР, 1938; (*c*) Пути и закономерности эволюционного процесса, изд. Акад. Наук СССР, 1939.
Buschkiel A. L. (a) Zschr. f. Fisch., 31, № 4, 1933; (*b*) Zschr. f. Fisch., 36, № 1, 1938.
Forbes S. A. a. A. M. Richardson. The Fisches of Illinois, 1920.
Goldschmidt R. The material basis of evolution, 1940.
Gordon M., Amer. Natur., 708, 1933.
Hubbs C. L. (*a*) Amer. Natur. 645, 1922; (*b*) Fish Bulletin, № 8, 1925; (*c*) Amer. Natur., 666, 1926; (*d*) Anat. Rec., 41, No. 1, 1928; (*e*) Amer. Natur., 715, 1934; (*f*) Amer. Natur., 752, 1940.
Hubbs C. L. a. L. C. Hubbs. Pap. Mich. Acad. Sc. 17., 17, 1932.
Huntsman A. G. Science, 50, 592, 1919.
Jordan D. S. Proc. U. S. Nat. Mus., 14, 107, 1891.
Rendahl H. Arch. f. Zoologie, 2, 1928.
Schmidt Jos., (*a*) C.R. Trav. Lab. Carlsberg, 279, 1917; (*b*) C. R. Trav. Lab. Carlsberg, № 1, 1917; (*c*) C. R. Trav. Lab. Carlsberg, № 5, 1918; (*d*) C. R. Trav. Lab. Carlsberg, № 9, 1920; (*e*) C. R. Trav. Lab. Carlsberg, № 15, 1921.
Spiczakov T. Zeitschr. f. Fisch., 33, № 3, 1935.
Svetovidov A. N., Zool. Anz., 104, № 9—10, 1933.
Wunder W. (*a*) Verh. dtsch. Zool. Ges., 275, 1937; (*b*) Zeitschr. f. Morph. u. Öcol. d. Tiere, 35, № 4, 594, 1939.

V. S. KIRPICHNIKOV. EXPERIMENTAL INVESTIGATIONS WITH WIID CARP RREEDING OF THE TAPARAVAN, VOLGA-CASPIAN AND AMUR WILD CARPS IN PONDS; THEIR RATE OF GROWTH AND MORPHOLOGY

1. The wild carp (Cyprinus carpio L.) lives under widely varying conditions in many lakes and rivers of the USSR; it may be found in the Azerbaidjan as well as in the cold waters of the Amur river (Berg). A comparison of the Taparavan, Volga-Caspian and Amur carps bred by us in ponds showed a number of inherited differences existing among these varieties as for the rate of growth and morphometry.

2. We used two methods for the examination of morphometric data: 1) the calculation of averages from a number of arithmetical mean values (M_m) and 2) a method of mean differences (M_q) which has for the first time been applied to ichtyology and fisheries. This method consists in estimating differences between arithmetical mean values for the experiment (wild carp) and the control (cultivated carp) for each pond and each character separately, and then in determining mean differences for all samples of a given group of wild carps. Mean differences for the various wild carps were compared; they were found to depend not so much on the conditions of breeding as on the averages for mean values.

Both methods gave similar results almost in all cases.

3. The highest growth rate in ponds has been obtained for the Amur wild carp; the lowest for the Taparavan carps. The Amur wild carps show more rapid increment by weight than the cultivated carps during the first summer, and under conditions of a higher competition, during the second summer as well. The growth-rate of Volgo-Caspian and Taparavan wild carps is lower than that of the cultivated carp.

These relations of growth-rate are unlike those characteristic of wild carps studied under natural environmental conditions.

4. The Amur carp is distinguished by its conditions factor and some exterior features. As for the rest of measurable characters, the Amur carp stands closest to the Volga-Caspian variety. The Taparavan carp is characterised by a long body, an unsufficient chickness of the back, and a small width. In the process of acclimatization the measurable characters of the Taparavan carp quickly change to the worse.

5. All three groups of wild carps widely differ from one to another in meristic characters (number of soft rays in the dorsal fin, number of gill-rakers, and so on). The Amur carp stands apart. Its morphological characteristic answers in the main to the description given by Svetovidof, which justifies its being classed into an independent subspecies. It should be remembered that it stands also apart as to its rate of growth, and relative body dimensions.

In the main the Taparavan carp is nearer to the Volga-Caspian variety, but some of its characters resemble those of the Amur carp thus occupying an intermediate position. The differences between the Taparavan and the Volga-Caspian carps are rather important, undoubtedly of an inherited and polyfactorial nature. This is evident from a study of their hybrids which are intermediate in most characters.

6. Our experiments go to confirm the conclusions by Schmidt, Gladkov and other investigators, who showed that the race and subspecies characters are largely dependent upon environment. This is evidenced by the growth rate and the exterior, but the so called „stable" meristic characters are also subject to variation under the influences of the environment. Some changes of measurable characters are undoubtedly of adaptive value.

7. The inherited nature of the differences in the growth rate and in the measurable and meristic characters, along with the lability of all these characters under the influence of environmental changes, allow us to make two conclusions:

a) The conception that measurable characters are unsuitable for classification purposes because of their high variability is erroneous, all characters of interspecific taxonomic units being highly changeable.

b) Modification variability, especially that of adaptive type, must play an important part in the process of divergence within a species.

8. Our comparison of the three geographical forms of wild carp allows us to make also a very important practical conclusion; when culti-

vated in ponds of the middle and northern regions of the USSR the Amur carp shows considerable economical advantages as compared to other varieties studied by us. Its high winter resistivity (Kirpichnikov), which is being verified now in a special series of experiments, makes it very valuable for cultivation in the northern districts. Along with this, it is necessary to test a greater number of varieties for their ability to breed in ponds and lakes of the Leningrad district, since the choice of a variety endowed with high resistance and rapid growth will aid materially in solving the problem of norther carp breeding.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 4, 1943 Classe des sciences biologiques

П. И. СПАССКИЙ

ОСТАТКИ КИТООБРАЗНЫХ ИЗ ВЕРХНЕГО САРМАТА ОКРЕСТНОСТЕЙ г. ДЕРБЕНТА

(Представлено академиком А. А. Борисяком)

Среди палеонтологических материалов, добытых автором в окрестностях г. Дербента в 1928—1939 гг., особенно обильны остатки Cetotherium. Наиболее полным скелетом для этого рода считался скелет Cetotherium furlongi R. Kellog. Дербентские находки по количеству и сохранности материала далеко превосходят коллекцию Kellog и дают возможность проверить и расширить предложенное им (с) новое определение семейства Cetotheriidae и рода Cetotherium, основанное на различиях в строении черепа Cetotherium и Balaenopteridae, вместо устарелого определения Брандта.

Местонахождение. Карьер около рыбного промысла Первомайского, в 12 км к северу от г. Дербента.

Горизонт. Верхнесарматский известняк с Mactra bulgarica Toula, прикрытый слоем глинистой почвы (Голубятников).

Материал. Коллекция автора, находящаяся в Дербентском музее. В коллекции содержатся кости 3—4 старых индивидуумов одинакового размера и 4—5 более или менее молодых особей. Остатки относятся к одному и тому же виду. От одного из старых индивидуумов имеются главнейшие части черепа, фрагменты нижних челюстей, 5 шейных и 4 спинных позвонка в соединении, целая левая лопатка, 5 почти целых рёбер, передние конечности (кроме пальцев), — найденные в том же месте, но разрозненно. От другого, также старого индивидуума, имеются: важнейшие части нижних челюстей, 6 шейных и 8 спинных позвонков (целых), найденных в естественном соединении, и 5 почти целых спинных и поясничных позвонков, найденных в том же месте в перемешанном виде. Кроме того, от старых скелетов имеется большая коллекция ребер и позвонков, найденных разрозненно. От более молодых индивидуумов найдены разрозненно почти все части скелетов в 2—3 экземплярах. Так как кости молодых индивидуумов почти ничего не прибавляют к описанию костей старых, то отдельное описание молодых здесь не приводится.

Череп

От черепа сохранились: 1) кольцеобразный фрагмент, ограничивающий fossa temporalis; 2) часть черепной коробки и 3) части верхней челюсти. Первый фрагмент образован соединенными костями левой стороны: теменной, височной со скуловым отростком, супраорбитальным отростком лобной кости. Второй, правый фрагмент, почти симметричный первому, дополняет его и содержит правую

носовую кость, лобную кость с супраорбитальным отростком и значительную часть теменной и височной. Из обоих фрагментов легко восстановить почти всю верхнюю часть мозговой коробки.

Parietale в отличие от Balaenopteridae образует верхнюю и боковую стенки мозговой коробки меж лобной и затылочной костями [Kellog (c)].

Nasale представляет собой снаружи слабо выпуклую, со внутрй уплощенную пластинку. Nasalia начинаются от уровня средин супраорбитальных отростков, в отличие от некоторых других ископаемых китообразных, например, Cetotheriopsis moreni (Lydekker), Parietobalaena palmeri [Kellog (a)].

Processus supraorbitalis frontalis, дугообразно направляющийся вперед и в сторону, в длину вдвое более, чем в ширину, — отличие семейства Cetotheriidae от Balaenopteridae [Kellog (c)]; у последних длина и ширина отростка приблизительно одинаковы.

Гребень, ограничивающий supraoccipitale, образует равнобедренный треугольник; вершина его не достигает уровня концов скуловых отростков височной кости — отличие семейства Cetotheriidae от Balaenopteridae [Kellog (c)] и Balaenidae, у которых затылочный щит простирается до начала носовых, верхнечелюстных и межчелюстных костей.

Описанный череп имеет значительное сходство с черепом Cetotherium rathkei Brandt, от которого известен почти весь мозговой отдел; остальные же части скелета этого цетотерия, кроме обломанных на концах нижних челюстей, представлены очень скудно.

Mandibula. От левой ветви имеются: основная часть, начиная от венечного отростка (длиною в 183 мм), средняя часть (длиною в 208 мм) и проксимальная (длиною в 245 мм). От правой ветви: около $^1/_3$ кости вместе с суставным мыщелком и венечным отростком, длина 520 мм. Кроме того, от более молодого индивида имеется средняя часть, начиная от венечного отростка, длиною в 355 мм, у Cetotherium furlongi [Kellog (a)] мыщелок нижней челюсти обломан. Мыщелок нижней челюсти Cetotherium mayeri Brandt, описанный Рябининым, сходен с мыщелком дербентских цетотериев. Брандту, описавшему подрод Eucetotherium, мыщелок нижней челюсти рода Cetotherium не был известен.

Позвоночный столб

Шейный отдел представлен всеми 7 позвонками в 2 экземплярах: атлант и эпистрофей сохранились в совершенстве, 5-й, 6-й и 7-й также сохранились полностью, а остальные 2 представлены телами и значительными частями отростков. Хотя шейные позвонки не были сросшимися, но строение атланта и эпистрофея не допускало вполне свободного движения относительно друг друга. Остальные шейные позвонки по величине и форме похожи на эпистрофей; поперечные отростки — в виде колец с бо́льшими отверстиями, чем у эпистрофея; эти отростки соседних позвонков плотно прилегают друг к другу, так что по строению шеи дербентские цетотерии представляют собой нечто среднее между Balaenopteridae и Balaenidae. [Такой хорошей сохранности шейные позвонки семейства Cetotheriidae неизвестны ни в одной коллекции Европы и Америки; шейные и спинные позвонки C. furlongi разбиты и дают понятие только о длине и, отчасти, о высоте тела. Позвонки Cophocetus oregonensis (E. Packard a. Kellog) и коллекции Рябинина сохранились еще хуже].

Спинные позвонки. 5 первых сохранились полностью. Ребра имели с ними двойное сочленение: головками с телами позвонков и

бугорками — с поперечными отростками. Последние имеют вид коротких стержней, более сходных с поперечными отростками наземных животных, чем современных китов.

Остистые отростки, едва заметные у первого спинного позвонка, довольно быстро возрастают у следующих позвонков.

Начиная с 6 го позвонка, строение позвонков заметно изменяется: фасетки на телах для сочленения с головками ребер исчезают, поперечные отростки постепенно расширяются, становятся более уплощенными, выпуклыми вперед, с большими реберными фасетками на концах; остистые отростки слегка наклонены назад, на передних краях нейральных дуг появляются суставные отростки; у первых позвонков они имеют вид бугорков, помещающихся на передних сторонах поперечных отростков.

Поясничные позвонки, начиная с средины отдела, имеют на нижней стороне постепенно углубляющиеся в каудальном направлении сосудистые желобки, дающие симметричные ответвления на боковых и верхностях тел. Передне-задние диаметры тел возрастают довольно равномерно; вертикальные диаметры увеличиваются быстрее поперечных, так что в конце отдела эпифизы становятся почти круглыми. В коллекции имеются все 12 поясничных позвонков, из которых половина целых (с отростками), а от остальных имеются хорошо сохранившиеся тела. Кроме того, имеются дубликаты почти целых позвонков молодого цетотерия. [Из поясничных позвонков C. furlongi (Kellog) только 5 имеют целые тела и поперечные отростки, остальные разбиты и не имеют вертикального измерения].

Хвостовой отдел. Самый большой по своему телу — второй хвостовой позвонок — имеет наиболее развитые суставные отростки и наиболее выпуклые эпифизы, что указывает на наиболее мощные мускулы в начале хвоста и наибольшую сгибаемость этой части позвоночника. Поперечные и остистые отростки постепенно уменьшаются от средины поясницы до средины хвоста, где они исчезают. Сосудистые желобки углубляются в каудальном направлении и дают ответвления, проходящие сквозь края желобков и основания поперечных отростков. Спинномозговой канал равномерно суживается от начала до конца позвоночника. В хвостовом отделе имеется 10 позвонков, сохранившихся в виде тел с частями отростков (первые) и целых (средние и последние); кроме того, имеются почти все (14) целые хвостовые позвонки молодых индивидуумов.

В хвостовом отделе C. furlongi только 3 позвонка имеют целые тела, остальные или сильно повреждены, или отсутствуют; большинство позвонков длиннее, чем у дербентских цетотериев; поэтому весь скелет C. furlongi немного длиннее скелета старого дербентского цетотерия.

Ребра

Ребра семейства Cetotheriidae были мало изучены. Наиболее полное описание дано Kellog (a) C. furlongi (9 правых и 8 левых различной сохранности). Ребра найдены не в естественном сочленении с позвонками, а потому описание сделано с большей или меньшей степенью вероятности и не полно; так, например, не отмечено, сколько ребер было с двойным сочленением и сколько одноголовчатых, как изменяются кривизна ребер, расстояние бугорков от головок, местоположение реберных углов.

В дербентской коллекции содержатся ребра цетотериев старых (12 целых и почти целых, 10 больших и 12 малых фрагментов) и более молодых (23 экземпляра).

Первые ребра дербентских цетотериев, как и всех Mysticeti, уменьшенные, уплощенные и расширенные в дистальных концах. Длина ребер возрастает до 6-го ребра. Первые 5 пар ребер имеют двойное сочленение с позвонками. Кривизна у передних ребер наибольшая в верхней части, у 5-х — равномерная, у следующих уменьшается до конца грудной клетки.

Передние конечности

Лопатка сохранилась в 6 целых экземплярах и нескольких фрагментах. Все до сих пор известные лопатки семейства Cetotheriidae или сильно разрушены (C. furongi, Cophocetus) или окатаны (Cetotherium rathkei) (Брандт) и потому не сохранили характерных деталей; таковые имеются в образцах дербентской коллекции.

Коракоидный отросток дербентских цетотериев — конусообразный, направлен от края суставной впадины вперед, акромиальный отросток — в виде пластины, направлен вперед и дорзально.

Ость (spina scapulae) в виде прямолинейного низкого гребня, образует с краниальным краем узкую, слабо вогнутую, покатую полоску — надостную часть; чрезмерно слабое развитие ее указывает на редукцию надостного мускула, как результат приспособления животного к водному образу жзинк.

Подостная часть гладкая иплоская, очень сильно развита в ширину, так что вся кость имеет форму прямоугольного сектора с суставной впадиной в вершине — сходство с Balaenopteridae.

Подлопаточная ямка занимает значительную часть медиальной поверхности: вся поверхность делится 4 маленькими гребнями на 5 почти равных частей; все это свидетельствует о значительном развитии мускулов, управляющих мощными ластами, как у современных Balaenopteridae.

Humerus (5 экземпляров) — короткая, толстая, слабо изогнутая кость. Значительно длиннее radius (5 экземпляров) и ulna (3 экземпляра) — довольно толстые пластины, расширяющиеся дистально.

Metacarpalia (7 экземпляров) — короткие, толстые двояковыпуклые пластины, сдавленные в середине.

Заключение

На основании вышеизложенного необходимо признать, что строение черепа и нижних челюстей дербентских цетотериев вполне отвечает определению семейства Cetotheriidae, данному Kellog (b) и основанному на особенностях строения черепа. Дербентские находки дают возможность окончательно признать, что род Cetotherium относится к особому семейству Cetotheriidae [Kellog (c)]. Дербентские коллекции, содержащие, кроме черепа и нижних челюстей, почти все позвонки в большинстве с отростками, ребра и передние конечности, вносят существенное дополнение к данным Брандта и Kellog; с этим дополнением диагноз рода Cetotherium представляется следующим: череп не короче $^1/_4$ всего скелета.

Processus supraorbitalis frontalis изогнуты вперед и ограничены спереди гребнями; processus zygomaticus направлен вперед параллельно сагиттальной линии и имеет удлиненные суставные поверхности; supraoccipitale не доходит до уровня задних краев proc. supraorbitalis, шейные позвонки не сросшиеся, но мало подвижны. Первые 5 пар ребер имеют двойное сочленение с позвонками, остальные ребра одноголовчатые; ребра 1-й пары плоские и расширенные в дисталь-

ных концах; начиная с 5-го — верхние части ребер тонкие, стержневидные; в середине двояковыпуклые, на дистальных концах заостренные.

Лопатка очень широкая с выпуклым дорзальным краем, хорошо развитыми акромиальным и коракоидным отростками.

Эту характеристику рода Cetotherium нужно дополнить частью характеристики, данной Брандтом, именно: „грудная кость простая; плечевая кость короче, чем предплечье; локтевая кость имеет olecranon".

Рассматривая признаки семейства Cetotheriidae [Kellog(c)] и рода Cetotherium, мы видим в них черты примитивности, сближающие цетотериев с наземными млекопитающими, а именно: лобные и теменные кости входят в состав крышки мозговой коробки, затылочная кость умеренно развита, шейные позвонки несросшиеся, эпистрофей имеет хорошо выраженный зубовидный отросток, передние ребра имеют двойное сочленение с позвонками, ребра округлые (как у плотоядных) и состоят почти исключительно из компактного вещества.

Дербентские цетотерии имеют наибольшее сходство с Cetotherium mayeri Brandt в сохранившихся от него скудных остатках, описанных Брандтом, именно: bulla tympani, фрагменте нижней челюсти и 17 в различной степени сохранившихся позвонках. Поэтому, придерживаясь классификации Брандта, можно отнести дербентских цетотериев к виду Cetotherium mayeri Brandt.

Так как цетотерии, найденные на территории Союза ССР, заметно отличаются от американских, то мне представляется целесообразным сохранить выделенный Брандтом подрод Eucetotherium, дополнив определение его новыми признаками, замеченными у дербентских цетотериев, а именно: череп не короче $^1/_3$ длины скелета, ширина черепа менее, чем у американских цетотериев (C. furlongi и др.); в позвонках ширина тел больше длины и высоты; мыщелок нижней челюсти раздвоенный, причем верхняя часть значительно шире нижней.

Таким образом, род Cetotherium распадается на 2 подрода: Eucetotherium и американских Cetotherium; генотипом последних является Cetotherium furlongi из нижнего миоцена тихоокеанского побережья Сев. Америки.

Дербентские цетотерии, относящиеся к более позднему времени, чем американские, имеют больше признаков приспособления к водному образу жизни: более вместительную пасть, дающую возможность захватывать большее количество воды и содержащегося в ней питания; открытый канал в средней и передней частях нижних челюстей, содержащий, по мнению Н. А. Смирнова, высказанному в письме на мое имя (1939), аппарат для восприятия колебаний водной среды, т. е. „водного слуха".

Кроме упомянутых признаков специализации, отсутствующих у американских цетотериев типа C. furlongi, дербентские цетотерии имеют хорошо выраженные признаки устойчивой неподвижной шеи и сгибаемости туловища и хвоста, что также не отмечено в американских цетотериях. Winge полагает, что „голова кита во время плавания крепко направлена вперед, шея неподвижна и потому становится короткой и крепкой". Во время движения голова подвергается встречному давлению воды; это давление передается шейным позвонкам, которые, как ясно видно на дербентских материалах, сильно сплющены и прочно связаны в своих кольцеобразных поперечных отростках.

Howell возражает, считая, что давление воды повлияло бы не на одни шейные позвонки, но и на другие.

В дербентских материалах можно найти примирение мнений Winge и Howell. Действительно, в описываемых позвонках ширина преобладает над длиной, первые 5 спинных позвонков сильно сплющены, ребра имеют с ними двойное сочленение, так что эта часть туловища, вместе с шеей и головой, составляет неподвижное целое. Следующие позвонки, начиная с 6-го, быстро возрастают в длину, имеют утолщенные эпифизы; ребра, с ними сочленяющиеся, одноголовчатые; все это указывает на сгибаемость туловища в области 6, 7 и 8 позвонков. Кроме того, заметно увеличение эпифизов в начале и во 2-й половине хвостового отдела. Таким образом, на дербентских материалах заметна способность движения кита изгибами не только хвоста, но и туловища.

Определенных остатков цетотериев мэотического возраста пока не обнаружено; тем более в плиоцене и четвертичных отложениях. Однако едва ли на этом основании можно считать цетотериев вымершими окончательно; против этого говорит значительное сходство цетотериев с современными Rachianectidae. Сходство в строении черепа этих 2 групп китов отмечено [Kellog (b)]. В дербентских материалах можно найти черты сходства цетотериев с Rachianectidae в строении не только черепа, но и шеи (позвонки несросшиеся), ребер (передняя половина ребер имеет двойное сочленение с позвонками), нижних челюстей (processus coronoideus—рудиментарный, мыщелок округлый, массивный) и конечностей. Эти черты сходства невольно наводят на мысль о близком родстве сравниваемых групп китов [1].

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
19. VIII. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Голубятников В. Д. Дагестанские Огни и другие месторождения газа в Южном Дагестане, Л., 1927.
Рябинин А. Н. Новые материалы по остеологии Cetotherium mayeri Brandt из верхнего сармата Сев. Кавказа, Л., 1934.
Смирнов Н. А. Морские звери арктических морей, Л., 1935.
Brandt J. F. Mém. de L'Ac. Imp. Sci. de St. Pétersbourg, 1873.
Howell B. Aquatic mammals, Baltimore, 1930.
Kellog R. (a) Addition to the Tertiary history of pelagic mammals of the Pacific Coast of North America, Washington, 1925; (b) The history of Whales — their adaptation to life in the water. Bureau of Biological Survey, United States Department of Agriculture, 1928; (c) Pelagic mammals from the Temblor formation of the Kern river region California, San Francisco, 1931.
Packard, Earl L. and Kellog R. A new cetothere from the Miocene Astoria formation of Newport Oregon, Washington, 1934.
Winge H. Areview of the interulationships of the Cetacea, Smithsonian Misc. Coll., 1921.

P. I. SPASSKI. REMAINS OF CETACEA FROM UPPER SARMATIAN OF DERBENT

The remains of Cetotherium mayeri Brandt preserved in the Derbent Museum, belong at least to 7 individuals of different age. There are parts of skulls and lower jaws, a great number of vertebrae and ribs, bones of the fore limbs. All this material has been collected by the

[1] Rachianectes glaucus Cope, или серый Калифорнийский кит достигает 11—16 м в длину; голова занимает 1/5 длины тела, слегка выгнута кверху (Тихий и Ледовитый океаны).

author in the Upper Sarmatian limestone near the Pervomayski fishery, 12 km north of Derbent.

The good state of the remains allows a more complete diagnosis of the genus Cetotherium: length of skull not less than $^1/_4$ of that of whole skeleton. Frontal supraorbital processes curved a forward and bounded anteriorly by crests; zygomatic process runs forward parallel with sagittal line and has an elongate articular surface; supraoccipital not reaching the level of hind margins of supraorbital processes. Cervical vertebrae not esalesced, but only slightly movable. Anterior 5 pairs of ribs possess double articulations with vertebrae, posterior ones have single heads; ribs of the 1-st pair flat and widened distally; beginning with the 5-th pair ribs are thin, rodlike above, lensiform in section in the middle, tapering distally. Scapula very broad with a convex dorsal margin, and well developed acromial and coracoidal processes. Sternum simple; humerus shorter than forearm; ulna with olecranon.

Some of these characters are primitive and connect Cetotherium with land mammals.

C. mayeri shows some differences from the american members of the genus (a longer and narrower skull, broad bodies of vertebrae, a bipartite articular surface of the lower jaw) and is to be separated into the subgenus Eucetotherium Brandt.

The authors data confirm the main conclusions of Kellog (1931) who regards the Cetothers as an independent family (Cetotheriidae) allied to Rhachianectidae.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 4, 1943 Classe des sciences biologiques

А. А. КУЛЬКЕС

ВЛИЯНИЕ ИОННЫХ СООТНОШЕНИЙ НА КОЛЛОИДНО-ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

(*Представлено академиком А. А. Рихтером*)

Физико-химические изменения в составе растительного организма зависят в значительной мере от внешних факторов произрастания и, в первую очередь, от химической природы, свойств и соотношений главнейших элементов питательного раствора. Подбором и комбинацией внешних условий, в том числе элементов питания, можно направлять рост и развитие растений, весь их биохимический цикл, в желаемую сторону, что имеет особое значение для сельскохозяйственных растений (Прянишников, Гедройц, Ремер, Рэссель). Так, например, даже на одних и тех же почвах, изменяя катионную часть почвенного поглощающего комплекса, можно резко изменить коллоидно-химические свойства сахарной свеклы (Гедройц, Ремер).

Всякое изменение в сочетании электролитов, вызывая особые биохимические и биодинамические изменения в растительной коллоидной системе, сказывается, в конечном итоге, на продуктивности сельскохозяйственных растений (Оппенгеймер, Осборн, Гортнер, Рихтер).

Как установлено, из катионов питательного раствора, на состав растений резко влияют: Ca, Mg, K и Na, а из анионов—NO_3, P_2O_5, Cl и SO_4. Помимо того, немаловажное значение имеют „микроэлементы": B, Mn, Zn, Cu и др.

Значение отдельных элементов

Многочисленные исследования о роли калия в растениях (Голубев и др., Власюк и Онищенко, Владимиров, Украдыга и Олексиюк) указывают на весьма разностороннюю положительную его роль. Калий является регулятором осмотического давления в клетках растений и влияет на витамины и гормоны роста. Попытки многих исследователей полностью заменить калий другими одновалентными металлами — Na, Rb, Cs и др. — показали несостоятельность этого приема. Частичная же замена калия натрием оказывает иногда вполне отчетливое положительное влияние на растение (Власюк и Онищенко, Воробьев, Javiller, Дикуссар, Lundegardh и др.).

Вопрос об улучшении качества сельскохозяйственных растений путем внесения калийных удобрений является особенно важным для таких культур, как сахарная свекла.

Положительная роль калия в процессе накопления сахара в свекле выяснена рядом исследований (Власюк и Онищенко, Воробьев, Владимиров, Украдыга и Олексиюк). Роль калия особенно заметна во

второй половине вегетационного периода. К этому периоду относится повышенное содержание небелковых соединений в листьях, ведущее к оттоку этих веществ в корень, что в свою очередь может сказаться на качестве свеклы, увеличивая количество растворимого (и так называемого „вредного") азота в ее корнях.

Калий влияет на поступление аммиака в растение; обезвреживая одностороннее действие аммиачных соединений, он создает тем самым благоприятные условия для синтеза аммиака в белковые соединения (Прянишников, Сабинин и др.). При этом калий задерживает поступление NH_3 в гораздо большей степени, чем кальций или натрий.

С повышением концентрации калия наблюдается увеличение урожайности с одновременным увеличением сахаристости свеклы. Кроме того, калий положительно влияет на транспортировку углеводов к корням. Что касается вопроса о максимальном пределе накопления сахара в корне, то его объясняют двояко: во-первых, одной из причин остановки процесса сахаронакопления считают повышенное содержание инвертного сахара в корне; во-вторых, выравнивание осмотического давления в подземной и надземной частях растения (Курсанов, Рубин).

Важно поэтому изучить роль различных элементов питательного раствора в образовании отдельных углеводов, чтобы иметь возможность регулировать процессы внутри растений и добиться повышения обычных пределов сахаронакопления. В этом отношении роль калия, весьма активно способствующего накоплению и передвижению углеводов, весьма велика.

Вопрос о физиологической роли натрия до настоящего времени не может считаться окончательно выясненным. Обычно указывается, что Na оказывает влияние лишь на процессы осмоса. Однако немало работ указывает на его специальные физиологические функции (Ремер, Власюк и Онищенко, Молчанов и Дмитриева, Украдыга и Олексиюк). Высказывается положение, что Na, являясь составным элементом растения, действует на протоплазму клетки, участвует в распределении крахмала, и частичная замена калия натрием в некоторых случаях дает положительный эффект в смысле более экономного использования других питательных веществ (Ca, Na и K).

Вот почему в последнее время выдвигается вопрос об оценке действия сильвинита в полевых опытах не только по содержанию в нем K_2O, но по сумме ($K_2O + Na_2O$) (Молчанов и Дмитриева).

Помимо того, Na способствует вытеснению калия из почвенного поглощающего комплекса и переводу его в доступные для растения формы (Гедройц).

Надо заметить, что состав почвенного поглощающего комплекса на подзолистых почвах зачастую может быть исправлен введением других катионов (Mg, Na, K и NH_3). Вредное действие высоких концентраций Ca в почвенном растворе может быть исправлено внесением Mg и Na, причем на ненасыщенных основаниями подзолистых почвах внесение Mg и Na ведет к устранению неблагоприятного соотношения ионов почвенного раствора.

Выяснение влияния натрия на сахарную свеклу имеет особое значение, так как, наряду с имеющимися указаниями об отрицательном влиянии Na на накопление сахаров в свекле, ряд исследований указывает на возможность повышения как урожая, так и сахаристости свеклы именно применением NaCl и $MgCl_2$ (Javiller, Рождественский и Левицкая, Дружинин, Lemmermann).

Магний в питании растений играет исключительную роль, принимая участие в образовании хлорофилла, так как известно, что ос-

новная часть золы хлорофилла состоит из чистой окиси магния (Ремер). В соединении с фосфатом магний необходим для образования нуклеина. В больших количествах магний-фосфатные соединения находятся в семенах.

Одной из основных функций магния является его участие в передвижении по растению фосфорной кислоты. При сильном же преобладании в растении Ca образуется труднорастворимый кальций-фосфат вместо магний-фосфата и затрудняется образование нуклеопротеидов и лецитина.

Вместе с тем, ряд работ (Власюк и Онищенко, Владимиров, Молчанов и Дмитриева) указывает на значение магния для накопления углеводов.

Вопрос о роли магния тем более важен, что Mg вносится в довольно большом количестве вместе с магнийсодержащими удобрениями, такими, как магний-известковыми, а также калийными и фосфорными (доломиты, доломитизированные известняки, кальций- и магний-преципитаты и др.). Экспериментальные данные обычно подчеркивают, что с увеличением магния урожай корней свеклы увеличивается с одновременным увеличением сахаристости (Javiller, Владимиров).

Вместе с повышением содержания магния увеличивается и процентное содержание сахарозы. При этом не исключена возможность, что сам Mg, в отличие от калия, не способствует столь заметному передвижению углеводов из пластинки листа в корень. Содержание растворимого и белкового азота в черешках и пластинках, под влиянием Mg, увеличивается, причем в молодом возрасте в черешках белкового азота относительно больше, нежели растворимого; в процессе дальнейшего же роста содержание растворимого азота становится относительно выше, нежели белкового. Можно предположить, что черешки являются теми артериями, через которые транспортируются растворимые формы азота.

Состав катионов питательного раствора имеет значение не только своим непосредственным воздействием на растение, но и на поглощение анионов. Так, например, большое поглощение хлора связано с наличием в питательном растворе большого количества калия; при наличии же значительных количеств K в питательном растворе резко снижается поглощение SO_4. Если же в растворе Ca преобладает над K, то количество поглощенного Cl и SO_4 выравнивается (Шестаков и Швыденков). Это положение важно потому, что, как известно, хлоридное питание улучшает условия оттока углеводов в корень, уменьшает содержание редуцирующих веществ в пластинке листьев (в сравнении с черешком); в конечном итоге, отсутствие анионов Cl может привести к общему снижению процента сахара. Преобладание Mg над Ca в питательном растворе обычно не оказывает вредного действия на сахарную свеклу (Гедройц, Ремер, Егоров, Белоусов, Владимиров и др.); общий и растворимый азот мало меняется, сахаристость зачастую увеличивается, а содержание хлорофилла в листьях как в процентах по отношению к весу листа, так и на единицу площади увеличивается. Таким образом, магний улучшает условия питания растений, усиливая поступление и использование катионов и анионов питательного раствора. Вследствие этого примесь магния к удобрениям (например, к калийным) весьма полезна, так как Mg повышает эффективность этих удобрений.

На ненасыщенных основаниями (подзолистых) почвах внесение $MgCO_3$ вместе с известью или усиливает положительное действие последней или устраняет ее отрицательное действие там, где это было вызвано неблагоприятным соотношением ионов почвенного раствора (Кедров-Зихман, Аболина, Церлинг).

Физиологическое значение кальция в жизни растений велико и, несмотря на многочисленные работы, все же до конца еще не выяснено. С несомненностью установлено, что Ca играет значительную роль при образовании и передвижении углеводов. При недостатке Ca наблюдается скопление углеводов в листьях. Это, очевидно, объясняется тем, что в отсутствии кальция кислые щавелевокислые соли не нейтрализуются и препятствуют превращению крахмала в сахар.

Вполне определенна роль Ca в образовании аспарагина. Так, бобовые, имеющие большое количество запасных белков и незначительный запас углеводов, могут синтезировать аспарагин из аммиачных солей только при одновременном снабжении их углекислым кальцием.

Самой важной функцией Ca является нейтрализация органических кислот, которые образуются в большом количестве при обмене веществ.

В сахарной свекле, начиная с самых ранних периодов роста, с начала ассимиляции в листьях образуется большое количество щавелевой кислоты, так что уже в ранние периоды роста возникает необходимость ее обезвреживания. Механизм этого явления сводится к тому, что в клетках откладывается безвредный щавелевокислый кальций. Важно, чтобы это отложение происходило в достаточных размерах, иначе не будет нормального оттока сахара и самого образования углеводов.

Кальций необходим также для нормального образования хлорофиллъных тел и клеточных ядер. При недостатке Ca находят мало хлорофилла в палисадных клетках. В крайних случаях, именно при остром недостатке Ca, отражающемся на образовании хлорофилла, отток и образование самих углеводов может вообще прекратиться.

Кальций участвует весьма энергично также в образовании клеточных оболочек. Так, зола скелета сахарной свеклы содержит до 75% CaO. Ввиду того, что растительные клетки берут этот строительный материал из группы углеводов, очевидно, что существует непосредственная связь между известью и образованием углеводов.

Наконец, весьма важным действием Ca является его косвенное действие на течение биологических процессов в почве. Физические и биологические преимущества, достигаемые обычно известкованием, для многих почв имеют исключительное, огромное значение (Церлинг, Кедров-Зихман и др.). Кислые почвы при помощи известкования нейтрализуются или же получают щелочную реакцию.

Так как свекла обычно лучше развивается при pH 7—7,5, то почвы, предназначенные для сахарной свеклы и имеющие pH менее 7, требуют известкования. Систематическое, планомерное известкование, с определением pH и буферного влияния почвы, имеет большое значение, улучшая условия произрастания возделываемой культуры.

Экспериментальная часть

Методика

Ставя своей задачей изучение роли указанных выше элементов питательного раствора в разных их соотношениях на физико-химический, коллоидный состав и свойства сахарной свеклы, мы проводили свои исследования в водных и песчаных культурах. Основное внимание уделялось катионной части раствора: Ca, Mg, K и Na. Из анионов исследовались лишь N, P и Cl. Вопрос о соотношениях азота и фосфора ставился нами в связи с изучением условий их поступления в растение, а вопросы хлоридного питания — как имеющие большое значение для выяснения условий транспортировки углеводов в корень.

Опыты проводились в течение 1935 и 1936 гг.; водные культуры — в сосудах на 6 л раствора, песчаные — в сосудах на 15 кг абсолютно сухого песка.

Схема и результаты опытов представлены в табл. 1—5. Расчет внесенных элементов в водных культурах произведен по треугольнику Шайва (Вальтер и Пиневич)

(табл. 1); в песчаных культурах расчет сделан в миллиэквивалентах (м/экв) (табл. 2). В таблицах приведены вес корня, сахаристость в процентах, коллоиды и общий азот, а также физико-химические показатели сока — вязкость и поверхностное натяжение.

Сахаристость определялась сахарометром и рефрактометром. Гидрофильные коллоиды определялись по методу А. В. Думанского в корне и листьях. В песчаных культурах установлен коэффициент коллоидности как в диффузионном, так и непосредственно в отжатом клеточном соке сахарной свеклы.

Азот определялся иодометрически по Княгиничеву (Иванов); вязкость — вискозиметром Ostwald (Тиль), поверхностное натяжение — по Ребиндеру; растворимый азот определялся по Бернштейн—Шульцу (Галабутский).

Обсуждение результатов

Опыты могут быть рассмотрены в двух направлениях:

1. Непосредственное влияние меняющихся, подвижных ионных соотношений двух изучаемых катионов (например, Ca и Mg).

2. Влияние все увеличивающегося количества другого иона при неизменном количестве одного из катионов. Этот последний вариант назван условно антагонизмом катионов и анионов.

а) Ионные соотношения

Остановимся на наиболее важных вариантах соотношений, а именно: 1) Ca : Mg; 2) Ca : K; 3) Mg : K.

Рассмотрим результаты, полученные в водных культурах (табл. 1).

При увеличении в питательной смеси магния и соответственном уменьшении кальция идет постепенное увеличение веса корня свеклы (урожайности) и изменение физико-химических свойств самой свеклы. Однако такое увеличение идет до некоторого максимального содержания магния в питательном растворе, после чего урожай начинает снижаться. В водных культурах это соответствует 60% Mg. Так, если при 20% Mg (и 70% Ca) вес корня равен 247 г, то при 50% Mg он равен 314 г и максимальной величины — 381 г — достигает при 60% Mg (и 30% Ca).

Таблица 1

Влияние ионных соотношений на состав сахарной свеклы

Водные культуры 1935 г.

Соотношение катионов (в %)			Вес корня		Сахаристость (в %)	Коллоиды		Общий азот	
						корень	лист	корень	лист
Ca	Mg	K	г	%		в % к абсолютно сухому веществу			
10	10	80	256	103,6	19,2	3,03	5,36	1,520	1,566
80	10	10	273	110,5	18,9	3,28	4,77	2,896	3,096
10	80	10	181	73,2	18,5	3,80	2,94	1,604	2,688
70	20	10	247	100,0[1]	19,3	4,04	4,40	3,856	3,205
60	30	10	284	114,9	19,4	4,07	4,72	4,396	3,717
50	40	10	295	119,4	19,6	4,16	4,74	4,248	4,219
40	50	10	314	127,1	19,8	4,48	4,64	3,712	4,839
30	60	10	381	154,2	20,2	4,64	3,62	3,132	4,174
20	70	10	237	95,9	19,8	3,91	3,50	2,940	3,959
70	10	20	300	121,4	17,0	3,56	5,87	1,780	1,136
60	10	30	305	123,4	17,4	3,99	9,53	2,200	1,494
50	10	40	335	135,6	17,5	4,15	13,83	2,292	1,656
40	10	50	443	179,3	17,6	4,46	12,30	2,368	2,100
30	10	60	603	203,6	18,7	4,61	10,16	3,320	2,148
20	10	70	392	158,7	19,0	4,29	6,23	2,240	2,010
10	70	20	128	51,8	19,35	3,99	6,34	1,888	3,114
10	60	30	162	65,5	20,0	4,08	9,65	1,588	3,286
10	50	40	249	100,8	20,0	4,55	7,62	1,300	2,418
10	40	50	267	108,0	19,25	5,01	6,10	1,236	1,638

[1] Принято за единицу для сравнения.

Сахаристость свеклы при этом с увеличением доз магния возрастает, а именно: с 19,3% (при 20% содержании магния) до 20,2% (при 60% Mg). При этом максимум сахаристости совпадает с максимумом урожайности в водных культурах и несколько опережает последнюю в песчаных.

При замене кальция калием (до 60%) кривая урожайности возрастает. Дальнейшая замена кальция калием (сверх 60%) создает явно неблагоприятные условия для роста свеклы и приводит к снижению веса корня, хотя сахаристость при этих условиях возрастает вплоть до самых высоких доз калия. Таким образом, калий оказывает положительное влияние на процессы образования и накопления углеводов в свекле.

Наконец, оставляя неизменным кальций (10%) и варьируя содержание катионов Mg и K, мы получаем, при замене магния калием, тенденцию к постепенному увеличению веса корня: с 128 до 267 г. Иначе говоря, можно выращивать сахарную свеклу в водных культурах на резко измененных питательных смесях, допуская замену магния калием до 50%.

Коллоидность свеклы, являющаяся весьма характерным признаком (Осборн), дающим возможность судить о качестве сельскохозяйственного сырья (свеклы), и влияющая отрицательно на выход сахара в производстве (Думанский), зависит от условий питания выращиваемой культуры. При замене в питательном растворе кальция магнием (от 10 до 60% последнего) коллоидность корня непрерывно повышается, с 3,28% (к абсолютно сухому веществу) до 4,64%.

Коллоидность листа, с увеличением доз Mg в питательном растворе, также увеличивается, но перелом кривой, ее вершина, находится в меньших интервалах (40% Mg), чем для корня.

В наших работах (Демиденко, Кулькес, Попов), проведенных с почвенными культурами (сахарная свекла), было констатировано точно так же увеличение содержания гидрофильных коллоидов под влиянием магния. Таким образом, на основании опытов как в водных, так и в почвенных культурах можно утверждать, что магний, внесенный в питательный раствор, способствует увеличению гидрофильных коллоидов в сахарной свекле.

Замена в питательном растворе кальция калием в пределах до 50—60% дает увеличение содержания коллоидов как в корнях, так и в листьях свеклы. Однако дальнейшее увеличение доз калия ведет уже к заметному снижению коллоидности и корня и листьев. Максимального значения коллоидность корня достигает при 60% калия, где она равна 4,61%, а для листьев — при 40%-ой замене калия, где она равна 13,83%. Но уже при 70% калия соответствующие цифры будут: 4,29% (корень) и 6,23% (лист). Таким образом, калий, заменяющий кальций, увеличивает сахаристость, а при внесении его в больших дозах уменьшает коллоидность сахарной свеклы.

Замена магния калием дает увеличивающуюся коллоидность корня. При этом по диффузионному соку корня перелома кривой не обнаружено, в то время как по диффузионному соку листьев вершина кривой (максимальное значение) находится при 30%-ном содержании калия.

При замене в питательном растворе кальция магнием кривая содержания общего азота в корне имеет вершину, которая достигается не при больших дозировках магния, а при малых (30% Mg); вершина эта не совпадает с вершиной кривой содержания коллоидов, в то же время вершины кривых содержания общего азота и

коллоидов в листе примерно совпадают или во всяком случае довольно близки между собой.

При замене кальция калием общий азот в корне увеличивается и наибольшее его количество (3,32%) найдено при 60% калия, т. е. в том же интервале, где имеется и максимальное количество коллоидов. В отношении же листа наибольшее содержание общего азота найдено при 50—60% калия.

Замена магния калием дает уменьшение общего азота как в корне, так и в листьях.

В опытах 1936 г. с песчаными культурами (табл. 2), помимо указанных элементов, изучался и натрий, причем общая концентрация всех элементов была равна 30 м/экв.

В отличие от опытов 1935 г., здесь произведено определение гидрофильных коллоидов как в диффузионном соке, так и в клеточном, полагая, что если первое определение дает критерий для качественной оценки свеклы, то второе дает более приближенное представление об изменениях плазменных коллоидов, о степени ее гидрофильности (Осборн).

Одновременно мы определяли физико-химические показатели этого сока — вязкость и поверхностное натяжение, тесно связанные с коллоидным состоянием вещества. Известно, что увеличение вязкости соков задерживает процесс их варки в условиях сахарного производства (Силин). Для дополнительной характеристики выращенной свеклы проведено определение растворимого азота, частью которого является „вредный" азот.

Замена кальция магнием в песчаных культурах, точно так же как и в водных, ведет к увеличению веса корня. Сахаристость свеклы при этом возрастает с 16,10 до 18,69%, но максимум сахаристости не совпадает с максимумом урожайности.

Замена кальция калием ведет к увеличению урожайности и максимального значения (368 г) последняя достигает в интервале 9—15 м/экв калия, или 18—12 м/экв кальция, после чего наступает резкое снижение. Сахаристость свеклы при этом непрерывно увеличивается с 16,56 до 19,55%, т. е. почти на 3%.

Замена кальция натрием дает некоторое повышение веса корня в интервалах 9—15 м/экв замены, где урожай равен 311—319 г, после чего идет резкое снижение. Сахаристость свеклы при замене кальция натрием до 9 м/экв последнего держится на одном уровне — 18,4%, а затем начинает снижаться (до 17,6%).

Коэффициент коллоидности корня свеклы с увеличением количества магния (и одновременным уменьшением кальция) в питательном растворе увеличивается.

Так, если в песчаных культурах при 3 м/экв магния коэффициент коллоидности (К) был равен 13,06, то при 21 м/экв магния он становится равным 18,69.

Коллоидность свеклы по клеточному соку имеет аналогичную кривую, но в абсолютных величинах бо́льшую, чем по диффузионному соку.

При увеличении доз калия и соответствующем уменьшении кальция, коллоидность свеклы увеличивается до интервала 15 м/экв калия, где ее максимальный коэффициент равен 17,68, после чего он начинает снижаться до 14,91. Аналогичная тенденция наблюдается и в коллоидности клеточного сока.

Таблица 2

Влияние ионных соотношений на состав сахарной свеклы

Песчаные культуры 1936 г.

Соотношение катионов (в м/экв)				Вес корня		Сахаристость (в %)	Коэффициент коллоидности корня свеклы		Вязкость сока	Поверхностное натяжение	Растворимый азот (в %)
Ca	Mg	K	Na	г	%		по диффузионному соку	по клеточному соку			
Контроль—смесь Белоусова				315	100	18,68	16,81	17,67	2,642	59,7	0,1430
I серия											
24	3	1,5	1,5	228	72,46	16,10	13,06	16,06	2,280	64,2	0,2822
18	9	1,5	1,5	288	91,47	16,69	13,66	16,67	2,538	60,3	0,2297
12	15	1,5	1,5	341	108,18	17,49	15,21	18,21	2,588	60,2	0,2067
6	21	1,5	1,5	146	46,37	18,69	18,91	25,91	4,093	59,6	0,1400
3	24	1,5	1,5	53	16,89	18,65	17,45	22,88	4,288	59,0	0,1318
II серия											
24	1,5	3	1,5	333	105,60	16,56	13,07	16,86	3,104	65,6	0,2122
18	1,5	9	1,5	368	116,86	16,80	13,96	17,24	3,165	65,9	0,2094
12	1,5	15	1,5	367	116,53	17,68	17,68	19,71	3,513	66,0	0,2067
6	1,5	21	1,5	165	52,46	19,13	15,33	18,91	3,568	66,0	0,1950
3	1,5	24	1,5	72	22,86	19,55	14,91	17,32	3,584	66,6	0,1744
III серия											
24	1,5	1,5	3	223	70,79	18,4	13,39	15,20	2,959	67,6	0,3013
18	1,5	1,5	9	311	98,6	18,4	13,82	16,73	3,008	69,1	0,2669
12	1,5	1,5	15	319	101,09	18,0	14,48	17,67	3,307	68,8	0,2485
6	1,5	1,5	21	139	44,34	17,8	13,78	17,34	3,491	67,9	0,2470
3	1,5	1,5	24	36	11,28	17,6	13,40	15,27	3,531	67,0	0,2177
7,5	7,5	7,5	7,5	255	80,9	18,6	15,10	17,01	3,013	57,1	0,1460

Коэффициент коллоидности свеклы по натрию с увеличением последнего в питательном растворе увеличивается. Так, при 3 м/экв Na он равен 13,39, а при 15 м/экв равен 14,48. Дальнейшее увеличение доз Na дает уже снижение коллоидности (до 13,4).

По клеточному соку коллоидность свеклы при увеличении доз Na увеличивается до интервала 15 м/экв, а затем наступает снижение.

При увеличении Mg вязкость клеточного сока увеличивается, а поверхностное натяжение уменьшается.

При замене кальция калием вязкость сока увеличивается с 3,104 до 3,584.

Действие Na на вязкость клеточного сока аналогично действию калия.

Растворимый (и вредный) азот при увеличении Mg в питательном растворе уменьшается. Так, при 3 м/экв магния его имеется 0,2822%, при 15 м/экв магния — 0,2067% и, наконец, при 24 м/экв Mg — всего 0,1318%.

Внесение калия в возрастающих дозах за счет замены кальция ведет к непрерывному уменьшению растворимого азота: с 0,2122% при 3 м/экв калия до 0,1744% при 24 м/экв K.

Натрий действовал аналогично калию: чем больше его вносилось, тем меньше становился процент растворимого азота.

Таким образом, по данным опытов в водных и песчаных культурах с заменой одних катионов другими, следует, что кальций, как элемент питания, является фактором, уменьшающим количество коллоидов в корне сахарной свеклы, ведущим к коагуляции гидро-

фильных коллоидов и, очевидно, способствующим переводу их в другие биохимические соединения. В отношении же листа эта особенность кальция проявляется лишь при больших его количествах (не менее 50%) в питательном растворе.

Магний, по данным опытов в водных, песчаных и почвенных культурах, является фактором, увеличивающим количество гидрофильных коллоидов в корне свеклы.

Калий проявляет свои особенности, направленные к уменьшению коллоидности свеклы, только при внесении его в значительных количествах.

Натрий действует на коллоидность свеклы аналогично калию, но в несколько меньших абсолютных величинах.

При определении коллоидности свеклы по клеточному и по диффузионному соку обнаруживается, как правило, всюду повышенный коэффициент коллоидности в пользу клеточного сока. При этом разница между коэффициентом коллоидности клеточного и коэффициентом коллоидности диффузионного сока в первой серии песчаных культур (где уменьшается Ca и увеличивается Mg) равна в среднем 4,28. Во второй серии, где увеличиваются дозы калия, она составляет 3,01 и в третьей (увеличиваются дозы натрия) 2,67 (табл. 3).

Следовательно, по эффективности воздействия на коллоидность клеточного и диффузионного сока катионы располагаются в следующий ряд:

$$Mg > K > Na.$$

Если сравнить максимальные и минимальные значения коэффициента коллоидности диффузионного и клеточного сока по отдельным сериям, то всюду наиболее заметна реакция растений в первой серии, где магний, заменяя Ca, содействует энергичному образованию гидрофильных коллоидов; второе место занимает калий и третье — натрий.

Следовательно, по амплитудам колебаний коллоидности как диффузионного, так и клеточного сока элементы располагаются в аналогичный с предыдущим ряд:

$$Mg > K > Na.$$

Таблица 3

Ионные соотношения и коллоидность свеклы

(при замене Ca)

Песчаные культуры 1936 г.

Серия	Схема соотношения	Разность между К клеточного и диффузионного сока (среднее из 6 вариантов)	Разность между максимальным и минимальным значением К (коэф. коллоидности)	
			по диффузионному соку	по клеточному соку
I	Ca : Mg	4,28	5,85	9,85
II	Ca : K	3,01	4,61	2,85
III	Ca : Na	2,67	1,09	2,47
	Ряды	Mg>K>Na	Mg>K>Na	Mg>K>Na

б) Антагонизм ионов

Влияние общей концентрации питательного раствора в случае преобладания одного из исследуемых элементов должно отразиться как на основном показателе — урожайности, так и на биохимических свойствах сахарной свеклы.

В опытах с изменением соотношений катионов (табл. 1 и 2) сумма их в м/экв оставалась постоянной и менялось их внутреннее соотношение, т. е. отношение одного к другому. В этих условиях и проявлялось специфическое воздействие каждого из них. При изменении же общей, суммарной концентрации питательного раствора, создаваемой увеличением одного какого-либо элемента, реакция растения может быть несколько иной. Влияние увеличивающихся количеств одного при постоянстве другого изучаемого элемента и связанное с этим увеличение общей концентрации раствора исследованы нами в специальных опытах в водных и песчаных культурах. Схемы и результаты приведены в табл. 4 и 5. Одновременно приводим данные опытов с сахарной свеклой, проведенных в аналогичных условиях, но на нормальных питательных смесях: Кнопа, Гельригеля, Тотингема, Прянишникова и Белоусова.

В водных культурах, при увеличении кальция и постоянстве магния, в принятых соотношениях Ca : Mg = 12, 15, 18, 20 и 25, мы видим, что такие большие количества Ca в растворе отражаются, хотя и не весьма резко, на коллоидности свеклы в пределах 1,19%. Так, например, если в варианте Ca : Mg = 12 коллоидность корня равна 1,99%, то при соотношении Ca : Mg = 25, она равна 3,19%. Изменение общей концентрации раствора за счет одного кальция создает новые, отличные от ранее разбиравшихся (табл. 1 и 2) условия произрастания, и растение реагирует на это изменением своих биохимических свойств.

Такую же тенденцию мы обнаружим и тогда, когда эту суммарную концентрацию увеличим за счет какого-либо другого элемента. При этом, как правило, в большинстве случаев с увеличением концентрации идет постепенное увеличение коллоидности корня свеклы. Однако эту коллоидность нужно рассматривать не только как прямую функцию общей концентрации питательного раствора. Необходимо иметь в виду, что при высоких концентрациях раствора (например, в водных культурах при отношении Ca : Mg = 25, а в песчаных при Ca : Mg = 7,5) имеет место снижение веса корня, а этот основной показатель накладывает свой отпечаток на коллоидно-химическую характеристику сахарной свеклы. Известно, что в малых корнях содержится большее количество гидрофильных коллоидов, чем в нормально развитых корнях (Демиденко и Попов), выросших в абсолютно одинаковых условиях.

Рассмотрим полученные результаты (табл. 4 и 5).

Увеличивая количество калия и за счет его общую концентрацию питательного раствора, получаем увеличение коллоидности корня и листа.

В подобных условиях аналогично действует и магний.

В песчаных культурах изучались более низкие концентрации (Ca : Mg и K : Mg).

Здесь точно так же общая концентрация питательных солей оказывает решающее влияние на ход накопления коллоидов. При этом тенденция всюду одинакова: чем выше концентрация, тем больше гидрофильных коллоидов в клеточном соке свеклы.

В водных культурах кривая веса корня одновершинна с максимумом (501 г) при отношении Ca : Mg = 18.

По калию этот максимум урожайности приходится на тот же интервал (K : Mg = 18), хотя в абсолютных цифрах он несколько ниже (382 г). Наилучшее соотношение Mg : Ca = 1,5, где вес корня достигает 564 г.

Сахаристость свеклы в водных культурах снижается с 19,25% (при Ca : Mg = 12) до 17,3% (при Ca : Mg = 25). В песчаных культурах это снижение идет с 17,7 до 15%.

Таким образом, с увеличением общей концентрации питательного раствора за счет одного Ca идет снижение сахаристости.

При увеличении калия и постоянстве магния в питательном растворе, с повышением общей концентрации идет увеличение сахаристости свеклы. Лишь в высоких дозах заметно некоторое, небольшое, снижение. Очевидно, при таких высоких концентрациях калия для продуктивного его использования сахарной свеклой недостает необходимого соотношения других элементов. При этом, говоря о явлениях антагонизма ионов, мы, очевидно, должны иметь в виду не только антагонизм между отдельными макроэлементами, но также между макро- и микроэлементами, отражающийся в конечном итоге на поступлении и использовании этих элементов растением.

Обращаясь к вопросу о соотношениях и антагонизме анионов, в частности азота и фосфора, отмечаем, что при увеличении доз азота в питательном растворе урожайность вначале повышается до 431 г, или 151,7% в сравнении с контролем — смесью Гельригеля. При отношении N : P = 2,4 она держится также на высоком уровне — 428 г, или 150,7%, а затем, при более высоких дозах азота усиленно развивается ботва и урожайность корня становится сравнительно небольшой, равной 77,4% (220 г). Сахаристость свеклы при этом резко снижается: с 19,0 до 15,0%. Одновременно резко изменяется и состав сахарной свеклы, а именно: количество гидрофильных коллоидов в клеточном соке возрастает с 1,7224 до 2,5200 г (на 100 см³).

Таким образом, избыточное азотное питание ухудшает качество свеклы.

Увеличение фосфора, при постоянстве хлора, дает вначале (при P : Cl = 8,04) урожай, равный 413 г, или 145,4%, после чего он начинает снижаться и, наконец, при соотношении P : Cl = 21,74, вес корня становится равным 157 г, или 55,2%.

Сахаристость свеклы вначале держится на высоком уровне (17,4—18,0%) и лишь затем, при резком одностороннем преобладании фосфора, дающем снижение веса корня, уменьшается до 15,2%.

Коллоидность клеточного сока, вначале равная 2,448 г на 100 см³, поднимается до 2,75 г (в варианте P : Cl = 17,71). Дальнейшее же увеличение фосфора не отражается на коллоидности свеклы, а в варианте P : Cl = 21,74 она равна 2,588 г.

Таким образом, по своему воздействию на коллоидность сахарной свеклы фосфор значительно уступает азоту.

в) Нормальные смеси

Сравнение нормальных питательных смесей и коллоидно-химическая оценка свеклы, выросшей на этих смесях, произведены в специальных опытах, результаты которых приведены в табл. 4 и 5.

В водных культурах наибольший вес корня получен в смеси

Кнопа — 420 г; следующее место занимает смесь Белоусова — 384 г; смесь Тотингема дала 300 г и смесь Гельригеля — 252 г.

По сахаристости первое место (19,3%) в этом опыте занимает свекла, полученная в смесях Тотингема и Белоусова. В смеси Гельригеля сахаристость оказалась 18,0%, а в смеси Кнопа — 18,65%.

Наивысшее содержание коллоидов (диффузионного сока) как корней, так и листьев свеклы наблюдается при смеси Белоусова: корень — 3,74% и лист — 4,23%, что, очевидно, связано с большими дозами азота в этой смеси. В смеси Тотингема свекла содержит меньшее количество коллоидов и в корне и в листьях: 3,48% и 3,86%. Смеси Кнопа и Гельригеля занимают третье и четвертое место. Причем при смесях Гельригеля наблюдается наименьшее содержание коллоидов в корне (3,01%), а при смеси Кнопа — в листьях (2,86%). Вместе с тем свекла в смеси Кнопа отличается весьма высоким содержанием общего азота как в корне (3,388%), так и в листьях (6,142%). При смесях Белоусова и Тотингема отмечается меньшее содержание общего азота в корне (2,404—2,002%) и в листьях (4,413—4,826%).

В песчаных культурах первое место по урожайности занимает свекла, выращенная в смеси Белоусова (464 г), второе — в смеси Гельригеля (284 г) и третье — в смеси Прянишникова (163 г). В отношении свеклы смеси Белоусова и Гельригеля дали одинаковый эффект — 17,5%.

Наивысшее содержание коллоидов в клеточном соке корня в этих опытах дала свекла, выращенная в смеси Прянишникова (2,424), и наименьшее — в смеси Белоусова (1,584).

Таблица 4

Антагонизм катионов и состав сахарной свеклы

Водные культуры 1935 г.

Схема соотношений	Вес корня		Сахаристость (в %)	Коллоиды в диффузионном соке		Общий азот	
	г	%		корень	лист	корень	лист
Смесь Кнопа	420	166,6	18,65	3,30	2,86	3,388	6,142
» Гельригеля	252	100[1]	18,0	3,01	3,24	1,664	3,271
» Тотингема	300	119,0	19,3	3,48	3,86	2,002	4,826
» Белоусова	384	152,3	19,3	3,74	4,23	2,404	4,413
Ca : Mg = 12	340	134,9	19,25	1,99	4,65	2,001	5,087
Ca : Mg = 15	352	139,6	19,0	2,94	3,17	2,016	4,592
Ca : Mg = 18	501	198,8	18,6	3,06	3,37	2,316	4,120
Ca : Mg = 20	440	174,6	18,27	3,09	3,39	2,448	4,076
Ca : Mg = 25	170	67,4	17,3	3,19	3,68	2,540	3,850
K : Mg = 12	369	146,4	19,55	3,26	6,65	1,784	3,453
K : Mg = 15	376	149,2	20,2	3,62	8,38	1,824	3,678
K : Mg = 18	382	151,5	21,85	3,45	10,36	1,938	3,810
K : Mg = 20	312	123,8	21,85	3,30	13,35	2,004	4,297
K : Mg = 25	308	122,2	20,2	4,75	12,28	2,144	5,046
Mg : Ca = 0,5	435	127,6	18,3	3,00	2,23	1,804	4,377
Mg : Ca = 1,0	475	188,4	18,0	3,57	2,14	1,900	4,589
Mg : Ca = 1,5	564	223,8	18,6	3,59	2,40	2,180	4,654
Mg : Ca = 2,0	397	157,5	19,0	3,13	2,86	1,280	5,039

[1] Принято за единицу для сравнения.

Таблица 5

Влияние антагонизма катионов и анионов на состав сахарной свеклы

Песчаные культуры 1936 г.

Схема соотношений	Вес корня		Сахаристость (в %)	Коллоиды в г на 100 см³ клеточного сока корня
	г	%		
Смесь Белоусова	464	163,3	17,5	1,5840
„ Гельригеля	284	100[1]	17,5	2,0840
„ Прянишникова	163	57,3	15,7	2,4240
Ca : Mg = 3,75	327	115,1	17,7	1,2742
Ca : Mg = 5,00	299	105,2	16,8	2,0940
Ca : Mg = 6,25	236	83,0	15,8	2,3382
Ca : Mg = 7,50	172	60,5	15,0	2,5002
K : Mg = 5,00	429	151,0	18,0	1,7200
K : Mg = 7,50	320	112,6	19,0	1,9180
K : Mg = 10,00	256	90,1	18,4	1,9172
K : Mg = 12,50	255	89,7	17,6	1,5960
N : P = 1,8	431	151,7	19,0	1,7224
N : P = 2,4	428	150,7	17,7	2,2360
N : P = 3,0	336	118,3	16,9	2,3162
N : P = 3,6	220	77,4	15,0	2,5200
P : Cl = 8,04	413	145,4	18,0	2,4480
P : Cl = 12,61	363	127,9	17,4	2,7082
P : Cl = 17,71	333	117,2	16,9	2,7500
P : Cl = 21,74	157	55,2	15,2	2,5880

Выводы

1. Замена в питательном растворе кальция магнием в пределах до 60%, или 15 м/экв (в водных и песчаных культурах), ведет к увеличению урожайности и изменению физико-химических свойств сахарной свеклы. Дальнейшее увеличение Mg создает неблагоприятные соотношения этих катионов и уменьшает вес корня.

По мере увеличения магния в питательном растворе сахаристость свеклы возрастает; при этом в водных культурах максимум сахаристости совпадает с максимумом урожайности.

Содержание коллоидов в свекле с увеличением содержания магния в питательном растворе увеличивается.

2. Замена кальция калием (до 60%, или 15 м/экв) дает увеличение урожайности; при этом сахаристость заметно увеличивается (до 2%).

С увеличением калия и соответствующим уменьшением кальция в питательном растворе коэффициент коллоидности вначале увеличивается, достигая максимума при 60% в водных и 15 м/экв — в песчаных культурах.

Высокие дозы калия уменьшают коэффициент коллоидности сахарной свеклы.

3. Влияние натрия на коллоидность свеклы аналогично влиянию калия, но менее эффективно.

4. Кальций в питательном растворе является фактором, уменьшающим количество гидрофильных коллоидов в корне свеклы, ведущим к их коагуляции. В отношении же листьев эта особенность Ca проявляется только при больших его количествах.

5. Количество коллоидов, определенных непосредственно в клеточном соке, больше, чем в диффузионном соке.

---

[1] Принято за единицу для сравнения.

По эффективности воздействия на коллоидность клеточного и диффузионного сока катионы располагаются в следующий ряд:

$$Mg > K > Na.$$

По амплитудам колебания коллоидности как диффузионного, так и клеточного сока исследованные элементы располагаются в аналогичный ряд:

$$Mg > K > Na.$$

6. Вязкость клеточного сока сахарной свеклы зависит от состава катионов питательного раствора. При этом по эффективности воздействия на вязкость катионы располагаются так:

$$Mg > Na \geqslant K.$$

7. С увеличением Mg или K в питательном растворе содержание растворимого (и вредного) азота в свекле уменьшается. Na действует аналогично.

8. Наивысшая коллоидность диффузионного сока корней свеклы в водных культурах наблюдается при смеси Белоусова.

Наименьшее содержание их найдено в свекле, выросшей на смеси Гельригеля.

В песчаных культурах наивысшее содержание коллоидов клеточного сока отмечено при использовании смеси Прянишникова.

9. Общая концентрация питательного раствора оказывает большое влияние на ход накопления гидрофильных коллоидов в сахарной свекле. При этом чем выше концентрация, тем больше накопляется коллоидов в свекле.

Приношу глубокую благодарность проф. Т. Т. Демиденко за руководство и принципиальные указания при выполнении настоящей работы.

Воронежская областная
опытная станция,
Отдел физиологии

Поступило
5. I. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Белоусов М. А. Тр. ЦИНС, вып. 8.
Бобко Е. В. и Белоусов М. А. Химиз. соц. землед., № 3, 1934.
Вальтер О. А. и Пиневич Л. М. Кратк. практич. курс физиол. растений, 1931.
Владимиров А. Тр. ВИУАА, в. 3, 1936; Химиз. соц. землед., № 3, 1935; Сб. Тр. конф. молод. ученых, 1936.
Власюк П. А. и Онищенко И. К. Сб. ВНИС, 1936.
Воробьев С. С. Удобр. и урожай, № 7, 1934.
Галабутский Т. Г. Контроль свеклосах. производства, 1935.
Гедройц К. К. Почвен. поглощ. комплекс, растение, удобрение, 1935.
Гортнер Р. А. Основы биохимии, ч. I. Коллоиды, 1933.
Демиденко Т. Т., Кулькес А. А., Попов В. П. ДАН, III (XII), № 4 (99), 1936.
Демиденко Т. Т. и Попов В. П. Коллоидн. журн., II, в. 5, 1936.
Дикуссар И. Г. Изв. Р. В. О., XIV, 1928.
Дружинин. Химиз. соц. землед., № 3, 1934.
Думанский А. В. Изв. Гос. н.-и. ин-та коллоидн. химии, вып. 1—2, 1933—1934.
Егоров М. А. Вопросы зольного питания растений, 1923.
Иванов Н. Н. Методы физиол. и биол. растений, 1935.
Иванова В. Сб. ВИУАА, 1936.
Кедров-Зихман О. К. Химиз. соц. землед., № 12, 1934.
Кедров-Зихман О., Королева Е., Корчагина В. Сб. АР ВИУАА, 1936.
Клечковский В. Тр. ВИУАА, в. 16, 1936; Сб. АР ВИУАА, 1936.
Курсанов. ИМЕН. Сер. биологич., № 4, 670, 1936; Биохимия I, 411; I, 269, 1936.
Молчанов С., Дмитриева Н. Сб. АР ВИУАА, 1936.
Оппенгеймер К. Химические основы жизненных процессов, 1934.
Осборн Т. Б. Растительные белки, 1935.

Пряниишников Д. Н. Из результатов вегетационных опытов, XIV, XVIII, Тр. ЦИНС, вып. I.
Ребиндер П. А. Поверхностные явления, гл. IX. „Химия коллоидов", 1932.
Ремер. Свекловодство, 1929.
Рихтер А. А. Журн. опытн. агрон. Юго-вост., III, вып, 2, 1926.
Рождественский и Левицкая. Химиз. соц. землед., № 3, 1934.
Рубин Б. А. Биохимия, I, 466, 1936.
Рэссель Э. Дж. Почвенные условия и рост растений.
Сабинин Д. А. Химиз. соц. землед., № 4—5, 1934.
Сабинин Д. А. и Колотова С. С. Реакция среды, как фактор минерального питания растений, 1927.
Силин П. М. Химия сахарного производства, М., 1933.
Тиль А. Физико-химический практикум, 1933.
Украдыга Ф. и Олексиюк И. Сб. ВНИС, 1936.
Церлинг В. Тр. ВИУАА, в. 9, 1935.
Шестаков А. и Швынденков В. Тр. ВИУАА, в. 3, 1934; Сб. АР ВИУАА, 1936.
Javiller. Magnesium als Düngemittel und Nahrungsmittel. Sol. Chim. biolog., 12, 709, 1930.
Lemmermann. Ztschr. Pflanzendüng und Bodenkunde, II, 98, 1923.
Lundegardh H. D. Naturwiss., H. 20, 1935; Biochemische Ztschr., 151, 1924.

A. A. KULKES. EFFECT OF IONIC RATIOS ON THE COLLOID CHEMICAL COMPOSITION OF SUGAR BEET

Voronej Experimental Station, Department of Physiology

In order to direct the growth and development of plants towards a maximum yield and a better quality of the agriculture produce, we must gain an adequate knowledge of the part played by the staple elements in the nutrient solution, as regards their mutual influence upon the physical-chemical composition of the plant.

The author's data, obtained after two years experimentation with water and sand cultures have cleared up the question as to the relations between the main cations of the nutrient solution, Ca, Mg, K and Na, and the anions N, P and Cl in connexion with their uptake by the plant. The experiments have shown that Ca can be replaced by Mg, K and Na, whereby an increase of yield and a change of physico-chemical properties in sugar beet is brought about. As regards the effect upon the colloid properties of the cellular and diffusion juice and the range of fluctuations of these properties, the investigated cations are decreasingly effective in the order:

$$Mg > K > Na.$$

Calcium in plants is a factor decreasing the quantity of hydrophylous colloids.

The effect of Mg or K, as well as of Na, is to decrease the amount of soluble Nitrogene.

By these results is furnished a theoretical justification for the practice of using Mg and Na containing compounds under the sugar beet.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 4, 1943 Classe des sciences biologiques

Р. Л. БЕРГ

ПРОИСХОДИТ ЛИ ЭЛИМИНАЦИЯ ОСОБЕЙ ГЕТЕРОЗИГОТНЫХ ПО ЛЕТАЛЬНЫМ МУТАЦИЯМ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ DROSOPHILA MELANOGASTER?

(*Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном*)

В 1931 и 1932 гг. Дубинин и его сотрудники впервые показали, что естественные популяции Drosophila melanogaster насыщены огромным количеством гетерозиготных летальных мутаций. Последующие работы Дубинина, а также других авторов подтвердили первоначальные данные для большого числа популяций Drosophila melanogaster (Берг, Оленов, Муратов, Мазинг, Гершензон), а также для популяций Drosophila pseudoobscura (Sturtevant, Dobzhansky).

Концентрация гетерозиготных летальных мутаций превышает во много раз частоту „спонтанного" возникновения мутаций—очевидно, летальные мутации накапливаются в популяциях из поколения в поколение.

Дубинин предположил, что концентрация мутаций, заключенных в гетерозиготном состоянии в популяциях, зависит от случайных колебаний в соотношении мутантных и нормальных аллелей. Эти случайные колебания происходят под прикрытием нормального фенотипа и совершаются без участия естественного отбора. Естественный отбор вступает в действие лишь тогда, когда концентрация летальных мутаций возрастает настолько, что начинают появляться гомозиготные по летальным мутациям особи. Отмирание гомозигот, по мнению Дубинина, и есть доля участия естественного отбора в изменении соотношения нормальных и мутантных аллелей в генотипе популяции. При этом Дубинин исходил из предположения, что большинство мутаций рецессивно и недосягаемо для действия естественного отбора в гетерозиготном состоянии.

В 1939 г. Dobzhansky (b), основываясь на данных Дубинина, показал, что в изученных Дубининым популяциях элиминация гомозигот происходит значительно реже, чем возникновение новых мутаций. Дубинин не изучал частоту возникновения мутаций, и Dobzhansky в своих расчетах исходил из минимальной частоты возникновения мутаций, но даже и эта минимальная частота более чем в десять раз превосходила частоту элиминации гомозиготных летальных мутаций.

Dobzhansky исходил из следующего: концентрация летальных мутаций во второй хромосоме в популяции Drosophila melanogaster Геленджика в 1933 г. была 8%, т. е. 8% от числа изученных хромосом несли летальную мутацию. Вероятность появления особи гетерозиготной по двум летальным мутациям составляет 8% от 8%, или 0,64% (табл. 1, строка 3). Это значит, что 0,64% особей в популяции наследуют две летальные мутации — одну от отца и одну от матери. Те из из них, которые наследуют неаллеломорфные летальные мута-

ции, жизнеспособны; элиминируются только те, которые унаследовали две аллеломорфные летальные мутации от своих родителей. Вероятность встречи двух аллеломорфных летальных мутаций, если отец и мать гетерозиготны в этом отношении, может быть высчитана на основании данных по идентификации летальных мутаций.

Дубинин и его сотрудники поставили перед собой задачу выяснить, какова концентрация мутаций отдельных генов. Для этой цели из популяции Геленджика была выделена 51 линия, содержащая летальную мутацию, и были поставлены скрещивания с целью установить, сколько летальных мутаций окажется аллеломорфными друг другу. Оказалось, что из 51 летали 25 встретились один раз, 5—встретились два раза, 1 — три раза и 3 — по пять раз каждая. Было поставлено 1 275 скрещиваний $\left(\frac{51 \cdot 50}{2} = 1\,275\right)$, из них 38 указывали на аллеломорфизм летальных мутаций $\left[5 + 1\left(\frac{2 \cdot 3}{2}\right) + 3\left(\frac{4 \cdot 5}{2}\right)\right] = 38$, что составляет 2,98% (табл. 2).

Результат этого опыта показывает, что в том случае, если оба родителя были гетерозиготны по летальной мутации, вероятность встречи двух аллеломорфных летальных мутаций равна 2,98%.

Теперь можно подсчитать, какова вероятность элиминации летальной мутации в результате перехода ее в гомозиготное состояние.

Вероятность появления особей гетерозиготных по двум летальным мутациям, как мы видим, равна 0,64%, вероятность того, что среди этих особей окажутся особи, содержащие две аллеломорфные летальные мутации (гомозиготные по летальной мутации), равна 2,98%. Отсюда процент особей, гибнущих в популяции в результате перехода леталей в гомозиготное состояние, равен 0,019 (0,64% от 2,98%). Эта величина по крайней мере в десять раз уступает частоте возникновения летальных мутаций (табл. 1, строка 3). Dobzhansky приходит к выводу, что наиболее вероятное объяснение этого своеобразного соотношения заключается в том, что сбор материала производился в тот момент, когда численность популяции возрастала и концентрация летальных мутаций в связи с понижением частоты инбридинга также возрастала. Однако это положение оставалось недоказанным.

В 1941 г. появилась статья Dobzhansky a. Wright, в которой для другого вида, а именно для Drosophila pseudoobscura, было доказано, что элиминация гомозиготных по летальным мутациям особей в популяциях Долины смерти в 4,1 раза меньше, чем частота возникновений летальных мутаций у этого вида (табл. 1 и 2, строка 6).

Dobzhansky a. Wright показали, что летальные мутации в лабораторных условиях не понижают жизнеспособности гетерозиготных особей на личиночной стадии.

Сопоставляя эти данные, указывающие на рецессивность летальных мутаций, с частотой возникновения летальных мутаций и с частотой перехода их в гомозиготное состояние, авторы приходят к выводу, что элиминация гомозиготных летальных мутаций совершается с неодинаковой частотой в разные периоды жизни популяций и что должны существовать периоды, когда элиминация гомозигот превосходит частоту возникновения летальных мутаций. Эти периоды совпадают с периодами сокращения численности популяций; концентрация летальных мутаций в эти периоды должна снижаться.

В настоящей работе я покажу, что у Drosophila melanogaster в момент сокращения численности популяции частота возникновения летальных мутаций намного превосходит элиминацию гомозиготных

Таблица 1

Соотношение между частотой возникновения летальных мутаций и их элиминацией в гомозиготном состоянии $\left(\frac{e}{d}\right)$ в естественных популяциях Drosophila melanogaster и D. pseudoobscura

Вид	Популяция	Хромосома	Концентрация летальной мутаций в %	% особей, гетерозиготных по 2-летальной мутации	% особей, гомозиготных по летальной мутации в потомстве гетерозиготных по летальным мутациям особей (см. табл. 2)	Частота, с которой летальные мутации переходят в гомозиготное состояние в популяции в каждом поколении	Частота возникновения летальных мутаций в одном поколении	Соотношение $\frac{e^1}{d}$	По данным
Drosophila melanogaster	Никитский сад	II	20,9	4,37	0,81	0,035	1,27	36,1	Берг и др. и Мазинг
	1937—1938	III	19,6	3,84	1,61	0,062	1,53	34,7	Берг и др.
	Геленджик 1933	II	8	0,64	2,98	0,019	—	10	Дубинин и др. (в)
	„ 1934	II	12,7	1,61	2,00	0,032	—	—	
D. pseudoobscura	Флорида	II	66,5	44,22	0,28	0,126	1—2	8—16	Uves
	Долина смерти	II	12,59	2,34	3,11	0,073	0,297	4,1	Dobzhansky a. Wright

[1] Соотношение $\frac{e}{d}$ может быть вычислено по формуле: $\frac{e}{d} = \frac{e}{\frac{a^2 g}{50 f (f-1)}} = \frac{50 ef (f-1)}{a^2 g}$, где e—частота возникновения летальных мутаций, a—концентрация их в гетерозиготном состоянии в генотипе особей, взятых из популяции, f—число идентифицированных летальных мутаций, g—число культур, содержащих аллеломорфные летальные мутации. $g = g_2 \left(\frac{1.2}{2}\right) + g_3 \left(\frac{2.3}{2}\right) + g_4 \left(\frac{3.4}{2}\right) + \ldots g_n \left(\frac{n(n-1)}{2}\right)$, где g_2, g_3, g_4 и т. д.—число летальных мутаций, встреченных 2 раза, 3 раза и т. д. (см. табл. 2).

Таблица 2

Частота возникновения особей гомозиготных по летальным мутациям в потомстве гетерозиготных по летальным мутациям особей в популяциях Drosophila melanogaster и D. pseudoobscura

Вид	Популяция	Хромосома	Число идентифицированных летальных мутаций	Число леталей встреченных						Общее число культур	Культуры, содержащие аллеломорфные летали		По данным
				1 раз g_1	2 раза g_2	3 раза g_3	4 раза g_4	5 раз g_5	9 раз g_9		число	%	
Drosophila melanogaster	Никитский сад 1937—1939	II	32	27	1	1	0	0	0	496	4	0,81	Мазинг
		III	32	19	5	1	0	0	0	496	8	0,61	Берг и др.
	Геленджик 1933	II	51	23	5	1	0	3	0	1275	38	2,98	Дубинин и др. (в)
	1934	II	78	45	5	3	0	1	1	3003	60	2,00	
D. pseudoobscura	Флорида	II	27	25	1	0	0	0	0	351	1	0,28	Uves Dobzhansky and Wright
	Долина смерти	II	123	91	12	0	2	0	0	772[1]	24	3,11	

летальных мутаций. В эти периоды элиминация гетерозиготных по летальным мутациям особей должна итти с наибольшей интенсивностью.

В конце октября и в ноябре 1937 г. я изучила популяцию мух Никитского сада (Крым, близ Ялты). Это обширная неизолированная популяция. Сезон виноделия закончился. Численность популяции быстро сокращалась. Степень изолированности отдельных очагов размножения (микропопуляций) возрастала. Мухи для анализа собраны 9 ноября. Изучена концентрация летальных мутаций в третьей хромосоме, частота возникновения летальных мутаций и частота перехода их в гомозиготное состояние. Для этой цели было идентифицировано 32 летальных мутации. Часть мух, собранных 9 ноября, была передана Р. А. Мазинг, которая изучила концентрацию летальных мутаций во второй хромосоме и идентифицировала 32 летальных мутации. В июле 1938 г. снова была мною учтена концентрация летальных мутаций во второй хромосоме, а также частота возникновений летальных мутаций во второй хромосоме.

Результаты опытов сведены в первой и второй строках табл. 1 и 2. Концентрация летальных мутаций во второй хромосоме в ноябре 1937 г. была 20,9%. Из 32 летальных мутаций 27 встречались один раз, одна — два раза и одна — три раза. Основываясь на этих данных, можно высчитать по методу Dobzhansky частоту перехода летальных мутаций в гомозиготное состояние.

Для того чтобы изучить аллеломорфизм 32 летальных мутаций, нужно было $\frac{32 \times 31}{2} = 496$ культур. Среди них $4\left[1+1\left(\frac{2 \cdot 3}{2}\right)=4\right]$ культуры содержали аллеломорфные летали, что составляет 0,81%.

В популяции особи гетерозиготные по двум летальным мутациям во второй хромосоме составляют 4,37% (20,9% от 20,9%). Из них 0,81% содержит 2 аллеломорфные летальные мутации, что составляет 0,035% числа особей в популяции.

[1] Изучено 11 изолированных друг от друга популяций. С целью установить аллеломорфизм летальных мутаций внутри каждой популяции скрещивались особи гетерозиготные по летальным мутациям, найденным в той же популяции.

0,035% — это частота, с которой летальные мутации переходят в гомозиготное состояние в каждом поколении. Частота возникновения летальной мутации во второй хромосоме — 1,27 ± 42% в одном поколении[1], она в 36,1 раза превышает частоту, с которой происходит элиминация летальных мутаций при их переходе в гомозиготное состояние. В июле 1938 г. концентрация летальных мутаций во второй хромосоме оказалась равной 21,3% (74 летальные мутации среди 347 хромосом).

Концентрация летальных мутаций летом 1938 г. не изменилась по сравнению с концентрацией в ноябре 1937 г. Очевидно, элиминация летальных мутаций и частота их возникновения равны. Элиминация гомозиготных летальных мутаций в 36,1 раза меньше мутабильности. Отсюда следует, что летальные мутации элиминируются не только в гомозиготном, но и в гетерозиготном состоянии, причем элиминация гетерозигот происходит в 36,1 раза чаще, чем элиминация гомозигот.

Это же справедливо и для летальных мутаций в третьей хромосоме. Их концентрация в ноябре 1937 г. была 19,6%, 32 летальные мутации были идентифицированы. 19 встретились один раз, пять — два раза и одна — три раза. Вероятность перехода летальных мутаций в гомозиготное состояние в потомстве скрещивания гетерозиготных по летальным мутациям особей 1,61 % [$5 + 1\left(\frac{2 \cdot 3}{2}\right) = 8$ из 496 культур]. Процент особей гетерозиготных по двум летальным мутациям в третьей хромосоме составляет 3,84 от всей популяции (19,6% от 19,6%). Вероятность перехода летальных мутаций в гомозиготное состояние 1,61% от 3,84%, или 0,062%. Частота возникновения летальных мутаций в третьей хромосоме 1,53 ± 0,57%, она в 24,7% раза превосходит элиминацию гомозиготных летальных мутаций в период сокращения численности популяции.

В 1938 г. Мазинг изучила влияние летальных мутаций, выделенных мною из популяции Никитского сада, на жизнеспособность гетерозигот в течение развития. Особи, гетерозиготные по доминантному гену curly (загнутые крылья) и по летальным мутациям, скрещивались с нормальными особями из популяции Никитского сада. В потомстве этого скрещивания учитывалась относительная жизнеспособность особей, гетерозиготных по летальным мутациям, и особей, свободных от изучаемой летальной мутации (эти особи имеют загнутые крылья). Оказалось, что из 26 летальных мутаций 8 (30,8%) понижали жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии в лабораторных условиях. В естественных условиях это понижение жизнеспособности гетерозигот должно сказаться еще резче, чем в лаборатории [2]. Низкая доминантность нормального фенотипа в популяции дрозофил

---

[1] Частота возникновения летальных мутаций во второй хромосоме изучалась как в природных условиях в генотипе популяции Никитского сада, так и в лабораторных условиях в изогенной линии [Берг (b), Берг и др.]. Эти частоты не обнаружили статистически достоверных различий, и здесь приводится суммарная величина.

[2] Можно высчитать, во сколько раз жизнеспособность гетерозигот ниже в естественных, чем в лабораторных условиях.

По данным Мазинг, 30,8% летальных мутаций понижает жизнеспособность гетерозигот. Отношение элиминации гомозигот к элиминации гетерозигот в популяции 1 : 36, или в процентах 2,7 : 97,3, т. е. в популяции Никитского сада, где концентрация достигла равновесия (остается постоянной), 97,3 летальных мутации досягаемы для действия отбора в гетерозиготе. Эта величина в 3,2 раза больше величины, полученной Мазинг $\left(\frac{97{,}3}{30{,}8} = 3{,}2\right)$, т. е. в лаборатории жизнеспособность гетерозигот в 3,2 раза выше, чем в естественных условиях.

Никитского сада была мною доказана с помощью изучения наследования видимых мутаций [Берг (c, d) и Берг и др.].

Повидимому, большинство мутаций в естественных популяциях обладает некоторой степенью доминантности и досягаемо для действия отбора уже в гетерозиготном состоянии. Как показывают данные этого сообщения, летальные мутации не представляют исключения. Элиминация особей гетерозиготных по летальным мутациям в популяции Никитского сада в десятки раз превосходит элиминацию особей, вследствие перехода леталей в гомозиготное состояние.

Институт эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
7. XII. 1942

ЛИТЕРАТУРА

Берг Р. Л. (a) Тр. Лен. общ. ест., 67, 98, 1938; (b) ДАН, 34, 221, 1942; (c) Доминирование вредных мутаций в популяциях Dr. melanogaster (рукопись), 1942; (d) Значение изоляции для эволюции доминантности в естественных популяциях Dr. melanogaster (рукопись), 1942.
Берг Р. Л. и др. Журн. Общ. биол., 2, 143, 1941.
Гершензон С. М. Журн. Общ. биол., 2, 85, 1941.
Дубинин Н. П. Журн. Общ. биол., 1, № 1, 1940.
Дубинин Н. П. и др. (a) Биол. журн., 3, 166, 1 и 2, 1934; (b) Биол. журн., 5, 939, 1936.
Мазинг Р. А. ДАН, 25, 65, 1939.
Муретов Г. Д. (a) ДАН, 24, 481, 1939; (b) Журн. Общ. биол., 2, № 2, 1941.
Оленев Ю. М. и др. ДАН, 24, 472, 1939.
Оленев Ю. М. и Хармац И. С. ДАН, 19, 409, 1938.
Dobzhansky Th. (a) Genetics, 24, 391, 1939; (b) Biol. Rev., 14, № 4, 1939.
Dobzhansky Th. a. Queal M. Z. Genetics, 23, 463, 1938.
Dobzhansky a. Wrihgt S. Genetics, 26, 23, 1941.
Uves P. T. Genetics, 26, 1941.
Sturtevant A. H. Biol. Bull., 73, 542, 1937.

R. L. BERG. DOES THE ELIMINATION OF INDIVIDUALS HETEROZYGOUS FOR LETHAL MUTATIONS OCCUR IN NATURAL POPULATIONS OF DROSOPHILA MELANOGASTER?

Sewertzov Institute of Evolutionary Morphology, Academy of Sciences of USSR

The author investigated an extensive non-isolated population of *Drosophila melanogaster* flies from the Nikitsky Garden (Crimea). The population was observed both at the period of its rapid decline (early November 1937), and at the culminant point of its development (July 1938). The author investigated the concentration of lethal mutations in the II and III chromosome, the rate of these mutations, and the frequency of their transition into homozygous state.

In summer 1938 the concentration of the lethals was found to be the same as in autumn 1937. The elimination of the lethals and the rate of their arising seem to balance each other. The elimination of homozygous lethals is 36.1 times lower than the rate of mutation. Hence it follows that the lethals are eliminated not only in the homozygous, but in the heterozygous state, as well. The elimination of heterozygotes takes place 36.1 times ar often as that of homozygotes.

In 1938 R. A. Masing studied the influence of the lethals that had been isolated by the author from the Nikitsky Garden population upon the viability of individuals in the heterozygous state. Out of 26 lethals 8 (or 30.8 per cent) have been found to reduce the viability of heterozygotes under laboratory conditions. In natural populations of Drosophila most of the mutations seem to be more or less dominant and susceptible to the influence of selection already in the heterozygous condition. Among the Nikitsky Garden population the elimination of individuals heterozygous for lethal mutations exceeds many times that of individuals homozygous for lethals.

СОДЕРЖАНИЕ

В. С. Кирпичников. Экспериментальная систематика сазана (Cyprinus carpio L.)
I. Рост и морфологическая характеристика тапаравanского, волго-каспийского и амурского сазанов в условиях прудового выращивания. 189

П. И. Спасский. Остатки китообразных из верхнего сармата окрестностей г. Дербента. 221

А. А. Кулькес. Влияние ионных соотношений на коллоидно-химический состав сахарной свеклы. 228

Р. Л. Берг. Происходит ли элиминация особей гетерозиготных по летальным мутациям в естественных популяциях Drosophila melanogaster? 243

CONTENTS

V. S. Kirpichnikov. Experimental investigations with wild carp breeding of the Taparavan, Volga-Caspian and Amur wild carps in ponds; their rate of growth and morphology. 218

P. I. Spasski. Remains of Cetacea from upper Sarmatian of Derbent 226

A. A. Kulkes. Effect of ionic ratios on the colloid chemical composition of sugar beet. 242

R. L. Berg. Does the elimination of individuals heterozygous for lethal mutations occur in natural populations of Drosophila melanogaster? 248

Ответственные редакторы акад. В. Л. Комаров и акад. Л. А. Орбели

Подписано к печати 10/IX 1943 г. 3 3/4. п. л. 5 5/8 уч.-изд. л. ПФ 15183.
Цена 9 руб. Тираж 1300. Заказ 0384.

Татполиграф при НКМП ТАССР. Казань, ул. Мирославского, 9.

Цена 9 руб.